Escher, K.
1925.
Thesis

Zürich 1925

DAS VERHALTEN DER SEITENORGANE DER WIRBELTIERE UND IHRER NERVEN BEIM ÜBERGANG ZUM LANDLEBEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

KONRAD ESCHER

AUS ZÜRICH

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. DR. KARL HESCHELER

LANE MEDICAL LIBRARY
300 PASTEUR DRIVE
PALO ALTO, CALIF. 94304

STOCKHOLM

ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI

1925

DAS VERHALTEN DER SEITENORGANE DER WIRBELTIERE UND IHRER NERVEN BEIM ÜBERGANG ZUM LANDLEBEN

INAUGURAL-DISSERTATION

ZUR

ERLANGUNG DER PHILOSOPHISCHEN DOKTORWÜRDE

VORGELEGT DER

PHILOSOPHISCHEN FAKULTÄT II

DER

UNIVERSITÄT ZÜRICH

VON

KONRAD ESCHER

AUS ZÜRICH

BEGUTACHTET VON HERRN

PROF. DR. KARL HESCHELER

STOCKHOLM

ALB. BONNIERS BOKTRYCKERI

1925

Abdruck aus »Acta Zoologica». Bd VI. 1925.

DAS VERHALTEN DER SEITENORGANE DER WIRBELTIERE UND IHRER NERVEN BEIM ÜBERGANG ZUM LANDLEBEN

VON

KONRAD ESCHER

Aus Zürich.
(Aus dem zoologisch-vergleichend anatomischen Institut der Universität Zürich.)

VORBEMERKUNGEN.

Zeiträume von unvorstellbarer Länge sind verflossen, seit der Stamm der Wirbeltiere, ursprünglich für das Wasserleben geschaffen und ihm in jeder Weise angepasst, das Festland bestieg und die Tetrapoden schuf, die seither in zahllosen Umformungen zu Herrschern in diesem neuen Lebensraum geworden sind. So weit zurück liegt jene Verwandlung und so schwer vorstellbare Umprägungen in Bau und Funktion aller Organe mussten sie begleiten, dass das ferne Ereignis mehr zur wissenschaftlichen Sage als zur Geschichte gehören würde, wäre nicht eine Klasse der Wirbeltiere bis heute in der Mitte des Weges zwischen Wasser und Land stecken geblieben. Es sind die Amphibien. Bei ihnen ist jedes Individuum in der Jugend autochthones Wassertier, sozusagen „Fisch", bis es sich in der Metamorphose einen neuen Lebensraum erobert und zum echten Landtier wird.

Die nachfolgende Arbeit behandelt die Einflüsse des Übergangs zum Landleben auf das System der Seitenorgane. Sie will durch die Untersuchung dieser Einzelfrage einen kleinen Beitrag zum Verständnis des ganzen, grossen Problems der Landtierwerdung liefern.

Der Titel der Arbeit spricht von den Seitenorganen der Wirbeltiere. Das wird mich nicht hindern, fast nur von den Organen der Amphibien zu sprechen, so ausschliesslich, dass das über die Seitenorgane anderer Klassen Gesagte mehr als Anhang erscheint. Denn bei den Amphibien vollzieht sich noch heute dieser Milieuwechsel und hier allein lassen sich die ihn begleitenden Umformungen aller Organe untersuchen.

Unsere Kenntnisse von den Seitenorganen der Amphibien sind aber noch recht lückenhaft. Das hat mich genötigt, dem Teil der Arbeit, der das durch den Titel gestellte Thema behandelt, zwei weitere vorauszuschicken.

Der erste Teil gibt eine Gesamtübersicht über Bau und Entwicklung des Seitenorgansystems der Amphibien. Er ist eine bis jetzt fehlende

Zusammenstellung der weitschichtigen Literatur und enthält ferner den Versuch, die Anordnung der Sinneslinien der lebenden und fossilen Amphibienordnungen auf einen Grundtypus zurückzuführen. Dieser erste Teil soll Grundlage und Material zum Aufbau der folgenden liefern.

Der zweite Teil ist eine kleine Monographie des Seitenorgansystems der aglossen Anuren, speziell von *Pipa* und *Hymenochirus*, wo diese Organe bis jetzt nicht bekannt waren. Das Ergebnis, dass allen Aglossen zeitlebens Seitenorgane zukommen, ist für die im dritten Teil zu ziehenden Schlüsse von grosser Bedeutung.

Im dritten Teil werden endlich die verschiedenen Probleme der Rückbildung der Seitenorgane eingehend besprochen

Und der vierte Teil handelt von den Bildungen der erwachsenen Amphibien und der Amnioten, die mit Seitenorganen verglichen worden sind.

Die Anregung zur Bearbeitung dieses Themas verdanke ich meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Prof. Dr. KARL HESCHELER, dem ich für die stete Förderung der Arbeit und das andauernde Interesse, das er ihr entgegenbrachte, meinen aufrichtigsten Dank ausspreche. Zu grossem Dank bin ich Fräulein Prof. Dr. MARIE DAIBER verpflichtet, die mir nicht nur in technischen Dingen beistand, sondern mich auch sonst jederzeit mit Rat und Tat unterstützte.

Herr Dr. O. WETTSTEIN, der Vorsteher der herpetologischen Sammlung des naturhistorischen Museums in Wien, gestattete mir im Frühjahr 1924 in liberalster Weise die Untersuchung der in seiner Obhut stehenden Schätze, insbesondere des seltenen *Hymenochirus*. Er überliess mir zur histologischen Untersuchung einige junge *Pipa*-Krötchen und ein Hautstück von *Hymenochirus*. Herr Prof. Dr. FRANZ WERNER in Wien machte mich auf die Publikation von CHABANAUD (20) aufmerksam und stellte sie mir zur Verfügung. Ich werde diesen uneigennützigen Förderern meiner Arbeit stets dankbar bleiben.

EINLEITUNG.

Die Einleitung will Stellung und Bedeutung der Seitenorgane charakterisieren. Sie weist darauf hin, dass die Seitenorgane weitaus die wichtigsten Hautsinnesorgane der Wasserwirbeltiere sind und dass sie den Landtieren, wo ein Heer anderer Bildungen an ihre Stelle getreten ist, fehlen. Und sie rückt dadurch die Bedeutung des Problems, mit dem sich die nachfolgende Arbeit beschäftigt, der Frage, wie dieses Schwinden der Wasser-Hautsinnesorgane vor sich geht, ins richtige Licht.

Die Stellung der Hautsinnesorgane unter den Sinnesorganen der Wirbeltiere.

Die Seitenorgane sind Hautsinnesorgane und so soll zuerst deren Stellung unter den übrigen Sinnesorganen festgelegt werden. Was berechtigt uns überhaupt zur Aufstellung der Kategorie der Hautsinnesorgane?

Es gibt sicher kein morphologisches Merkmal, das ihnen gemeinsam wäre. In ihrem Bau herrscht die denkbar grösste Mannigfaltigkeit. Man findet neben freien Nervenendigungen sekundäre Sinneszellen und neben rein epidermal gelegenen ins Corium versenkte Sinnesorgane.

Und gerade so wenig lässt sich eine physiologische Definition geben, denn ihr adäquater Reiz kann mechanischer, thermischer oder chemischer Natur sein.

Aber allen in dieser Gruppe zusammengefassten Gebilden ist es gemeinsam, dass sie keine weitergehende Konzentration auf der Körperoberfläche erfahren haben. Sie unterscheiden sich dadurch von den konzentrierten Sinnesorganen, wie sie durch Auge und Ohr und, allerdings nicht in so ausgesprochenem Masse, durch Geruchs- und Geschmacksorgan dargestellt werden.

Eine Tabelle möge diese Verhältnisse verdeutlichen.

Tabelle über die Verteilung der verschiedenen Reizqualitäten auf diffuse und konzentrierte Sinnesorgane.

		Diffuses (Haut-) Sinnesorgan.	Konzentriertes Sinnesorgan.
Optischer		—	+
Gleichgewichts-		—	+
Hör-		—	+
Chemischer	Sinn.	+	+
Thermischer		+	—
Tast-		+	—
Schmerz-		+	—

Nun lässt sich im Stamm der Wirbeltiere keine fortschreitende Konzentration und infolgedessen eine Abnahme der diffusen und ihr Ersatz durch konzentrierte Sinnesorgane nachweisen. (Eine Ausnahme bilden allerdings die Geschmacksknospen, die bei Fischen diffus und konzentriert, bei Tetrapoden nur noch konzentriert vorkommen.) Dadurch werden die Hautsinnesorgane der verschiedenen Wirbeltiergruppen in ganz eigenem Sinne vergleichbar, denn sie sind sich nach ihrer funktionellen Bedeutung äquivalent, wobei es gar keine Rolle spielt, dass die miteinander verglichenen Organe ganz verschieden gebaut sind. Es tut dieser funktionellen Äquivalenz auch keinen Abbruch, dass gewisse Aufgaben, z. B. der Schutz der Körperoberfläche vor Verletzung, bald durch mechanische, bald durch Sinnesorgane irgendeiner andern Reizqualität gelöst werden können.

Als Resultat dieses ersten Abschnittes ergibt sich also:

Hautsinnesorgane nennt man alle die Sinnesorgane, die auf der Körperoberfläche mehr oder weniger diffus angeordnet sind. Die Hautsinnesorgane der Wirbeltiere haben für alle ihre Träger die gleiche funktionelle Bedeutung, sie sind sich funktionell äquivalent.

Die Stellung der Seitenorgane unter den Hautsinnesorganen der Wirbeltiere.

Wie gesagt sind nur die Aufgaben der Hautsinnesorgane, nicht aber die Wege, auf denen diese Aufgaben gelöst werden, überall die gleichen. Diese Uneinheitlichkeit ist leicht verständlich, wenn man bedenkt, unter wie verschiedenen Bedingungen sich die Organe befinden. An der Peripherie des Körpers gelegen, stehen sie in engster Abhängigkeit von der Beschaffenheit des das Tier umgebenden Milieus. Da nimmt es nicht wunder, dass einerseits die Hautsinnesorgane der Land- und anderseits die der Wassertiere viele gemeinsame Züge aufweisen, dass diese Einrichtungen aber bei Land- und Wassertieren grundverschieden sind.

Eine kleine Tabelle möge das verdeutlichen. (Dabei lasse ich die Hautsinnesorgane der Amphibien, die eine Mittelstellung einnehmen, beiseite.)

Landwirbeltiere.		*Wasserwirbeltiere.*
Freie Nervenendigungen.	—	Freie Nervenendigungen.
Tastzellen und Tastkörperchen.	} —	Seitenorgane.
Kolbenkörperchen.	} —	(eventuell Endknospen.)

Nur die freien Nervenendigungen sind Land- und Wassertieren gemeinsam. Die andern Hautsinnesorgane sind ausserordentlich verschieden, wie die folgende Zusammenstellung zeigt:

Allgemeine Charakteristik der Hautsinnesorgane der Landwirbeltiere (exkl. freie Nervenendigungen).

a. Morphologische Charaktere: Die Hautsinnesorgane der Landwirbeltiere stehen nie mit der Aussenwelt in freier Verbindung, sondern sie sind von ihr durch eine mehr oder weniger mächtige Gewebeschicht getrennt und meist ins Bindegewebe versenkt.

Sie werden durch die allgemeine Hautsensibilität innerviert.

b. Physiologische Charaktere: Der adäquate Reiz ist mechanischer oder thermischer Art. Er wird durch das das Sinnesorgan überlagernde Gewebe auf dieses übertragen. Chemische Reize können nicht wahrgenommen werden, da die Sinnesorgane nie mit der Aussenwelt in freier Verbindung stehen.

Allgemeine Charakteristik der Hautsinnesorgane der Wasserwirbeltiere (exkl. freie Nervenendigungen).

a. Morphologische Charaktere: Die Hautsinnesorgane der Wassertiere stehen fast immer mit dem Wasser in freier Verbindung. Ihre Sinneszellen besitzen Sinneshaare.

Sie werden durch die spezielle Hautsensibilität oder die Viszeral-Sensibilität innerviert. Die Innervation erfolgt immer durch Gehirnnerven. Seitenorgan- und Endknospensystem besitzen ein streng lokalisiertes Zentrum in der Medulla oblongata.

b. Physiologische Charaktere: Der adäquate Reiz ist mechanischer oder chemischer Art. Auch bei den mechanischen Sinnesorganen tritt er direkt, ohne Vermittlung einer Zwischenschicht wie bei den Landwirbeltieren, an die Sinneszelle.

Durch diese Betrachtungen ist die Stellung, die dem System der Seitenorgane unter den Hautsinnesorganen der Wirbeltiere zukommt, festgelegt. Die Seitenorgane sind (neben den freien Nervenendigungen, die alle Wirbeltiere besitzen und neben den Endknospen, die sich nur bei einem Teil der Fische finden) die einzigen Hautsinnesorgane der autochthonen Wasserbewohner. Sie haben also funktionell das Heer der Hautsinnesorgane der Landwirbeltiere zu ersetzen.

Die Seitenorgane der als Larven im Wasser, als erwachsen auf dem Land lebenden Wirbeltiere.

Es wurde hervorgehoben, mit wie ganz verschiedenen Hautsinnesorganen Land- und Wassertiere ausgerüstet sind. Wie werden sich nun die Amphibien, die als Larven Wasser-, als Erwachsene Landtiere sind, verhalten? Bei ihnen muss offenbar zur Zeit der Metamorphose die dem alten Milieu angepasste Ausstattung mit Hautsinnesorganen abgelegt und eine dem neuen Lebensraum entsprechende frisch erworben werden.

Wie wird dieser unerhörte Wechsel vor sich gehen? Werden die Seitenorgane sich in Land-Hautsinnesorgane verwandeln? Oder werden sie zugrunde gehen und durch neue Bildungen ersetzt werden? Und in diesem Fall, werden dann auch die Seitenorgannerven schwinden? Oder werden sie nach einem Funktionswechsel zur Innervation der allgemeinen Epidermis beitragen?

Diese Fragen bilden das Thema der nachfolgenden Arbeit.

I. TEIL.

ENTWICKLUNG UND BAU DES SEITENORGAN-SYSTEMS DER AMPHIBIEN.

1. Abschnitt.

DIE ENTWICKLUNG DES SEITENORGAN-SYSTEMS UND DER HISTOLOGISCHE BAU DER SEITENORGANE.

A. KURZE ÜBERSICHT ÜBER VORKOMMEN, BAU UND FUNKTION DER SEITENORGANE DER ICHTHYOPSIDEN.

Es ist zweckmässig, vor der Besprechung der speziellen Verhältnisse bei den Amphibien in wenigen Worten das dem Seitenorgansystem aller Ichthyopsiden Gemeinsame festzuhalten.

Das Vorkommen der Seitenorgane in den verschiedenen systematischen Gruppen: Alle autochthonen Wasserbewohner unter den Wirbeltieren, also die Fische und Amphibienlarven, besitzen Seitenorgane. Diese fehlen dagegen immer bei Seeschildkröten, Krokodilen, Walen usw., kurz allen sekundär wieder ins Wasser getauchten Formen. Das Vorkommen oder Fehlen der Seitenorgane ist geradezu ein Kriterium dafür, ob sich ein Wirbeltier primär oder sekundär im Wasser befindet.

Die allgemeine Anordnung der Seitenorgane: Mögen die Seitenorgane in die Tiefe verlagert und durch Kanäle geschützt sein, wie bei den meisten Fischen, oder nackt in der Epidermis liegen, wie bei Cyclostomen, Dipnoern und Amphibien, immer sind sie in ganz bestimmten Linien angeordnet. Und zwar sind zu unterscheiden:

Eine Supraorbitallinie. Sie beginnt hinter dem Auge und zieht medial von diesem und der Nasenöffnung zur Schnauzenspitze.

Eine Infraorbitallinie. Sie beginnt am gleichen Ort und läuft lateral von Auge und Nasenöffnung nach vorn.

Eine Hyomandibularlinie. Sie zieht aus der Wangengegend zum Unterkiefer.

Eine Occipitallinie. Sie liegt oberhalb der Kiemenregion und bildet meist eine Querkommissur.

Eine Rumpfseitenlinie. Sie zieht von der Occipitalgegend bis zur Schwanzspitze.

Die Mannigfaltigkeit der Linienanordnung im einzelnen ist unübersehbar. Eine Linie kann sich in Parallelreihen aufspalten. Sie kann sich winden und schlängeln. Oder sie kann mit Nachbarlinien allerlei Anastomosen eingehen. Dennoch ist das oben gegebene Schema überall erkennbar.

Der histologische Bau der Seitenorgane: Alle Seitenorgane zeigen prinzipiell den gleichen Bau, mögen sie nun mächtige Platten mit hunderten von Sinneszellen wie in den Kanälen mancher Fische, oder kleine Knospen wie in der Haut einer Froschlarve bilden.

Immer findet sich ein scharf abgegrenzter, knospenartiger Epidermisbezirk, der aus langen, dünnen Stütz- und kurzen, birnförmigen Sinneszellen besteht. Die Sinneszellen tragen ein Sinneshaar, das frei ins umgebende Wasser ragt. Die Seitenorgane haben das Vermögen sich zu teilen. So entstehen Trüppchen mit gesetzmässiger Lage der Einzelorgane zueinander, sog. Seitenorgangruppen.

Die Innervation der Seitenorgane: Die Seitenorgane des ganzen Körpers werden nur durch Gehirnnerven versorgt, und zwar durch eine eigene, streng spezifische Faserkomponente. Deren Zentrum liegt im Tuberculum acusticum und ist vom Hörzentrum nicht scharf zu trennen. Die Fasern umspinnen die birnförmigen Zellen der Seitenorgane, die also sekundäre Sinneszellen sind.

Die Funktion der Seitenorgane: Chemische Reize erregen die Seitenorgane nicht. Sie sind mechanische Sinnesorgane, bestimmt zur Wahrnehmung von Wasserströmungen und Schwingungen. Ihre Funktion ist also der der Sinnesorgane des Ohrs ganz ähnlich.

B. DIE ENTWICKLUNG DES SEITENORGANSYSTEMS DER AMPHIBIEN.

Die ersten Entwicklungsstadien des Seitenorgansystems hängen eng mit der Genese des gesamten Kopfabschnittes zusammen. Um sie zu besprechen, würde es nötig sein, die ganze Frage des Kopfmesoderms, der Homologie der Gehirnnerven, der Plakoden und die Fragen nach dem Verhältnis zwischen Meso-, Branchio-, Ganglio- und Neuromerie aufzurollen. Ich muss deshalb diesen Abschnitt übergehen. Damit verzichte ich zugleich auf die Erörterung der Frage nach der Beziehung des Seitenorgansystems zur Metamerie des Wirbeltierkörpers.

Das gesamte Seitenorgansystem entwickelt sich aus den Lateralplakoden, d. h. Verwachsungen der Kopfganglienleiste mit dem Ektoderm. Diese Plakoden bilden am Kopf jederseits eine Längsreihe, die etwas über dem obern Rande der Kiemenspalten liegt. Sie entsprechen diesen der Zahl nach ungefähr.

Die präotischen Plakoden liefern die Sinneslinien des Kopfes und die Seitenorganganglien des N. VII (und ausserdem noch den N. VIII mit seinen Ganglien).

Aus den postotischen Plakoden entstehen die Occipital- und Rumpflinien und die Seitenorganganglien der Nn. IX—X.

Das Auswachsen der Sinneslinien spielt sich bei Amphibien und Fischen genau gleich ab. Das Ektoderm der Plakode beginnt in der Richtung der zukünftigen Sinneslinie zu wuchern, doch ist nur die Grundschicht der Epidermis an diesem Vorgang beteiligt. Die auswachsende Linie schiebt sich nun durch das allgemeine Ektoderm, nach aussen durch die Deckschicht, nach innen durch die Basalmembran begrenzt. Das histologische Bild zeigt, wie sich die Linie gewaltsam ihren Weg bahnt, indem sie sich keilförmig zwischen die im Wege stehenden Zellen einschiebt und sie beiseite drängt. Auf diese Weise dehnt sich die Sinneslinie über das ganze ihr zukommende Gebiet aus.

Auch experimentell ist dieses Wandern des Seitenorgan-Zellmaterials untersucht worden. Harrison (54) pflanzte den Kopf eines Embryos einer stark pigmentierten Froschart auf den Rumpf einer pigmentarmen. Stiess nun die auswachsende Sinneslinie auf die Grenze beider Teilstücke, so blieb sie nicht etwa stecken, sondern trat in den fremden Rumpf über und verfolgte dort weiter ihre Bahn. In der hellen Epidermis war sie als scharfer, schwarzer Strich zu erkennen.

Schon früh findet man in den auswachsenden Zellstreifen die Anlagen der Seitennerven. Die Frage nach ihrer Entstehungsweise ist heiss umstritten und auch heute noch nicht ganz abgeklärt. Entstehen sie, wie die einen glauben, durch Differenzierung aus dem Plasma des Sinneslinienstrangs, oder, wie die Neuronenlehre will, durch Auswachsen der Achsenzylinder aus den Gehirnganglien Die letztere Ansicht scheint heute die grössere Wahrscheinlichkeit zu besitzen.

Anfangs ist in den auswachsenden Zellstreifen keine bestimmte Anordnung der Elemente zu erkennen. Bald gruppieren sich die Zellen aber so, dass ihre ovalen Kerne senkrecht auf der Basalmembran stehen. Noch später wird die Anordnung der Zellen meiler- oder knospenartig und es lassen sich Stütz- und Sinneszellen unterscheiden. Jetzt bildet die Sinneslinie keinen einheitlichen Strang mehr, sie ist in einzelne Zellhaufen zerfallen, die jungen Seitenorgane. Ihr ursprünglicher Zusammenhang wird nur noch durch den sie verbindenden Nerv angedeutet. Jetzt schwindet auch die Deckschicht über dem jungen Seitenorgan.

Anfangs durchsetzten die Sinneszellen die ganze Höhe der Epidermisgrundschicht. Nun verlängern sich die Stützzellen und werden hoch zylindrisch. Die Sinneszellen nehmen nicht im selben Masse zu. Indem sie mit der Oberfläche in Verbindung bleiben, werden sie von der Basalmembran abgehoben und erhalten ihre endgültige Gestalt.

Die Organe vergrössern sich durch Teilung der Stütz- und Sinneszellen. Schliesslich entsteht noch auf ihrem Gipfel als Sekret der Stützzellen ein hyaliner Zylinder.

HARRISON (54) hat experimentell gezeigt, dass Stütz- und Sinneszellen nur aus dem Material des auswachsenden Zellstreifens entstehen. In den oben beschriebenen Versuchen fand er sie im histologischen Bild stark pigmentiert, im Gegensatz zu den Deckzellen, die nichts anderes als Elemente der gewöhnlichen Epidermis, die sich abgeplattet und um das Organ gruppiert haben, sind.

C. DER HISTOLOGISCHE BAU DER SEITENORGANE.

Ich verzichte auf eine Besprechung des histologischen Baus, da dieser in jedem Lehrbuch beschrieben wird. Nur drei Punkte will ich kurz berühren: 1. Den Zusammenhang zwischen Nerv und Seitenorgan-Sinneszelle. 2. Das Verhältnis zwischen Seitenorgan und Geschmacksknospe. 3. Das Verhältnis zwischen Seitenorgansystem und Sinnesorganen des Labyrinths.

RETZIUS (128) hat das Verhältnis zwischen Nerv und Seitenorgan-Sinneszelle endgültig abgeklärt. Die birnförmigen Zellen sind sekundäre Sinneszellen. Eine jede wird von einer Nervenfaser, die an ihre Basis tritt und sich hier verzweigt, umsponnen. Die Verzweigungen enden mit leichten Anschwellungen, ohne mit der Sinneszelle direkt zusammenzuhängen.

Über die Frage, ob End- und Geschmacksknospen mit den Seitenorganen verwandt und durch Übergänge verbunden seien, ist viel gestritten worden. Heute ist die Frage dahin entschieden, dass beide streng zu unterscheidende Sinnesorgane sind und es ist dadurch viel Verwirrung beseitigt worden.

Unterschiede zwischen Seitenorganen und Endknospen:

Endknospen.	*Seitenorgane, Sinnesorgane des Ohrs.*
Sinneszellen schlank, stabförmig, die ganze Tiefe der Epidermis durchsetzend.	Sinneszellen birnförmig, durchsetzen nie die ganze Tiefe der Epidermis.
Innervation durch die Viszeral-Komponente.	Innervation durch die Spezial-Haut-Komponente.
Deren Fasern dünn.	Deren Fasern charakteristisch dick.
Deren Zentrum im Lobus Vagi und Facialis.	Deren Zentrum in der Gegend des Tuberculum acusticum.
Funktion chemisch, Geschmacksorgane.	Funktion mechanisch, Wahrnehmung von Wasserströmungen und Schwingungen.
Lage: Mundhöhle, bisweilen äussere Epidermis.	Lage: Auf der äussern Epidermis in bestimmten Linien.
Stellung in Epidermis: Immer oberflächlich.	Stellung in Epidermis: Neigung zur Versenkung unter die Epidermis.

Wie aus der Tabelle weiter zu ersehen ist, stimmen Seitenorgane und Sinnesorgane des Labyrinths in allen wesentlichen Punkten überein. Auch die Entwicklung verläuft ganz ähnlich.

Der einzige, ganz unwesentliche Unterschied besteht darin, dass sich das Ohr ontogenetisch sehr frühzeitig unter die Oberfläche versenkt und dass diese Versenkung bei allen uns bekannten Wirbeltieren schon durchgeführt ist. In seinen Funktionen hat es sich sehr charakteristisch spezialisiert, ohne dass dadurch die engste Übereinstimmung beider Organsysteme auch in physiologischer Beziehung verwischt worden wäre.

Die Behauptung, dass das Seitenorgansystem den Amnioten fehle, ist also ungenau. Denn die Sinnesorgane des Ohrs sind ebenfalls Seitenorgane und kommen allen Wirbeltieren in gleicher Weise zu. Aber freilich, einen Übergang zum Landleben haben sie nicht mitgemacht. Wie die Haare ihrer Sinneszellen einst die Schwingungen und Strömungen des Meeres, in dem das Urwirbeltier schwamm, verzeichneten, so reagieren sie noch heute auf die Bewegungen ihres „Binnenmeeres", der Endolymphe.

Aus praktischen Gründen behandle ich nur die Seitenorgane im engern Sinn und lasse das Organsystem des Ohrs beiseite.

D. DIE GRUPPENSTELLUNG DER AMPHIBIENSEITENORGANE.

Im Abschnitt über die Entwicklung wurde die Entstehung der Linienanordnung der Seitenorgane beschrieben. Eine jede Sinneslinie besteht also zuerst aus einer einzigen Reihe von Seitenorganen.

Diese haben die Fähigkeit, sich in Ebenen, die senkrecht auf der Epidermisoberfläche stehen, zu teilen. Indem sich ein grosses Organ in der Mitte durchschnürt, entstehen an seiner Stelle zwei kleine, die nach und nach auseinander rücken. Neue Seitenorgane bilden sich nur auf diese Weise. Alle gehen also schliesslich auf die primären, durch Zerfall der auswachsenden Sinneslinie gebildeten Organe zurück.

Die durch Teilung entstehenden jungen Organe treten nach rechts und links aus der Bahn der ursprünglichen Linie. Dadurch verbreitert sich diese immer mehr und kann ins Gebiet anderer, sich ebenfalls verbreiternder Linien gelangen. Dann schieben sich die beiderseitigen Seitenorgane aneinander vorbei und es wird unmöglich, das Gebiet beider Linien scharf zu trennen. Bei erwachsenen Amphibien ist deshalb die Linienanordnung oft etwas verwischt, besonders zwischen Auge und Nasenöffnung und vor dieser, wo die Supra- und Infraorbitallinie miteinander in Berührung kommen.

Die Teilungen der Organe haben aber nicht nur das Breit- und Undeutlichwerden der Sinneslinien, sondern auch die Bildung der Seitenorgangruppen zur Folge.

„Gruppe" nennt man eine geradlinige Reihe nahe beisammenstehender Seitenorgane, die durch einen deutlichen Abstand von den Organen der Umgebung getrennt sind. Sie entsteht durch mehrfache Teilung eines Seiten-

organs und seiner Nachkommen in der gleichen Ebene. Die Zahl der Organe einer Gruppe überschreitet selten etwa sechs (Fig. 1, *a*).

Gruppenstellung der Seitenorgane zeigen die erwachsenen Urodelen (Fig. 2—5) und besonders schön die aglossen Anuren (Fig. 20—33; Fig. 36—37). Weniger deutlich ist sie bei den Larven der Phaneroglossen.

Die Stellung der einzelnen Gruppen zueinander zeigt die auffällige Gesetzmässigkeit, dass sie in der Regel parallel oder senkrecht zueinander stehen. Im einfachsten Fall bildet jede Gruppe die Verlängerung der andern. Sie kehren sich die Schmalseiten zu und sind unter sich und mit dem ursprünglich ihren Mutterboden bildenden Ektodermband parallel (Fig. 1, *b*; Fig. 2, *Msl*; Fig. 27, *Osl*) — oder sie sind zwar unter sich parallel, stehen aber senkrecht auf dem Ektodermband (Fig. 1, *c*; Fig. 20, *Suporb*; Fig. 31, *Usl*).

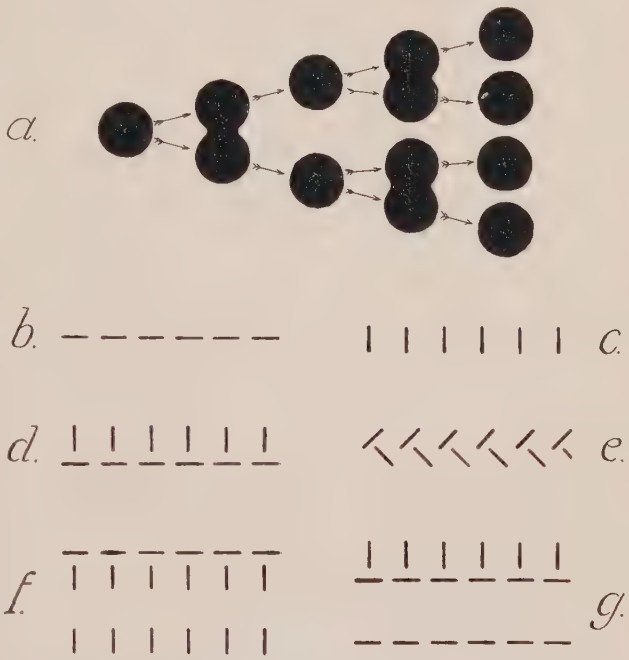

Fig. 1. *a*: Schema der wiederholten Teilung eines Seitenorgans, die zur Bildung einer Gruppe führt. Die schwarzen Kreise sind Seitenorgane. *b*—*g*: Schema der Gesetzmässigkeiten in der Stellung der Seitenorgangruppen zueinander. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen. Nähere Erklärung im Text.

Schliesslich kann sich eine Sinneslinie in zwei parallele Gruppenreihen spalten. Dabei kann die eine parallel, die andere senkrecht zur ursprünglichen Linie stehen (Fig. 1, *d*; Fig. 21, *Inforb*) oder beide können mit dieser einen Winkel einschliessen (Fig. 1, *e*; Fig. 5, *Gul*). Auch Aufspaltung in mehr als zwei Gruppenreihen kommt vor (Fig. 3—4; Fig. 26).

Aber nicht nur die Gruppen einer Linie unter sich sind bestimmt angeordnet, auch das Verhältnis zwischen der Gruppenstellung in den verschiedenen Sinneslinien ist meist streng gesetzmässig.

Bei allen erwachsenen Anuren, die Seitenorgane besitzen, und den Anurenlarven, ferner bei der Unterfamilie der Amblystomatinen unter den Urodelen kehren sich die Gruppen der obern Seitenlinie die Schmalseiten, die der mittlern und untern die Breitseiten zu (Fig. 1, *f*; Fig. 22—23; Fig. 27—28; Fig. 31—32).

Bei den Urodelen (exkl. Amblystomatinen) ist das Verhältnis gerade umgekehrt. Dort kehren sich die Gruppen der obern Seitenlinie die Breitseiten zu und die der mittlern und untern sind gegen sie um 90 Grad gedreht (Fig. 1, *g*; Fig. 2; Fig. 6).

Unter den Gruppen der Kopfsinneslinien herrschen ähnliche Gesetzmässigkeiten, nur ist hier, infolge der vielen Biegungen der Kopflinien, keine so deutliche Anordnung zu erkennen.

Dasselbe Resultat, die senkrechte Stellung der Gruppen zu einander, wird also bald innerhalb einer Sinneslinie, bald zwischen verschiedenen Linien bewerkstelligt. Eine entwicklungsgeschichtlich-morphologische Erklärung dieser sonderbaren Gesetzmässigkeit ist kaum möglich. MALBRANC (89) vermutet, dass dadurch Reize nach ihrer Richtung unterschieden werden können, dass so also eine Art Analyse des das Tier umgebenden Raumes möglich sei.

E. AMPHIBIENLARVE UND SEITENORGANSYSTEM.

Fast alle mit dem Wasserleben in Beziehung stehenden Merkmale der Amphibienlarve können als sekundäre Anpassungen aufgefasst werden (Kiemen, Flossensäume, Hornschnäbel, Haftorgane). Da liegt der Gedanke nahe, dass die Amphibien überhaupt ursprünglich Landtiere seien, deren Larven das Wasserleben erst nachträglich erworben hätten.

Dass dieser Schluss falsch und das Amphibium in seiner Jugend sozusagen echter Fisch ist, beweist es durch den Besitz des Seitenorgansystems.

Denn die zahlreichen und charakteristischen gemeinsamen Züge des Systems bei Fischen und Amphibien und die für seine Entwicklung bezeichnende enge Verkettung mit den grundlegendsten ontogenetischen Prozessen in der Kopfregion schliessen Konvergenz und Analogie sicher aus. Das Seitenorgansystem der Fische und der Amphibien ist voll homolog.

Die wahren Landtiere besitzen auch in der Ontogenese keine Spur von Seitenorganen. Nicht einmal die Seitenorgan-Plakoden werden angelegt.

Und die sekundär ins Wasser gestiegenen Larven solcher Tiere sollen wieder Organe entwickelt haben, die den Fisch-Seitenorganen, welche in unendlichen Zeiträumen, untrennbar verzahnt mit der Genese der ganzen Wirbeltierorganisation, entstanden sind, täuschend ähnlich sehen? Das ist natürlich ausgeschlossen.

Die Anwesenheit des Seitenorgansystems bei den Amphibien ist ein für biologische Schlüsse ganz ungewöhnlich eindeutiger Beweis dafür, dass ihre Larven primäre Wassertiere sind.

Mir ist kein anderes Merkmal bekannt, das in so vollkommener und natürlicher Weise Amphibien und Fische zu einer Einheit zusammenschliesst, wie das Organsystem der Seitenlinie.

2. Abschnitt.

ZURÜCKFÜHRUNG DER ANORDNUNG DER SINNESLINIEN AUF EINEN GRUNDTYPUS.

Betrachtet man die Lage der Sinneslinien bei den verschiedenen Amphibienordnungen, so stösst man auf eine Menge von Übereinstimmungen und es scheint auf der Hand zu liegen, dass sie nach einem gemeinsamen Plan angeordnet sind.

Doch ein näherer Vergleich stösst auf grosse Schwierigkeiten. In der Kehlgegend scheinen die Linien in jeder Ordnung in ganz eigener Weise zu verlaufen. Ja, bei den Anuren besitzt fast jede Gattung ihr eigenes Verteilungsschema.

Mein Vergleich hat sich also hauptsächlich mit diesen schwer deutbaren Linien der Wangengegend zu beschäftigen.

Ich beschreibe zuerst die Sinneslinien der Urodelen und leite davon die Verhältnisse der andern Amphibien ab. Die Richtigkeit dieser Reihenfolge wird sich im Lauf der Besprechung ergeben.

A. DIE VERTEILUNG DER URODELEN-SINNESLINIEN ALS GRUNDTYPUS FÜR DIE AMPHIBIEN ÜBERHAUPT.

(Fig. 2—10; Fig. 17, *a*.)

Das Studium der topographischen Lage der Sinneslinien bei den erwachsenen Urodelen (die Embryonen und Larven sind in dieser Beziehung besser

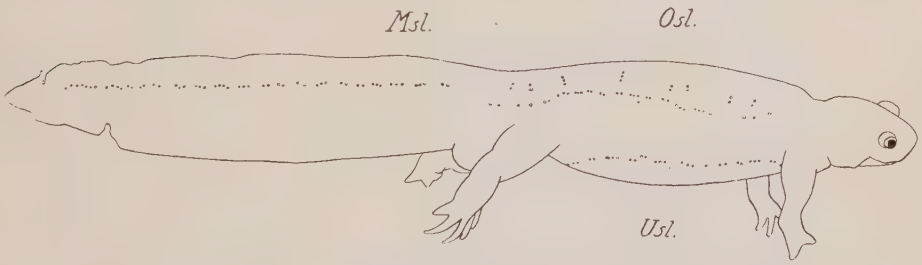

Fig. 2. *Pleurodeles Waltli* Michah. Sinneslinien des Rumpfes.

untersucht worden, z. B. 61, 62, 66, 124, 141) ist von jeher stark vernachlässigt worden. Neben der tüchtigen, aber schon ältern Arbeit von Malbranc (89) hat eigentlich nur Kingsbury (66) auf diesem Gebiet Wertvolles geleistet. Von ihm stammt das Verteilungsschema der Urodelen-Sinneslinien, wie es hier verwendet wird. Fast alle andern Autoren beschreiben nur die Linien, die leicht zu sehen sind, und da sie ausserdem die Organe fortwährend mit Drüsen verwechseln, so wird schliesslich der Eindruck erweckt, dass die Verteilung mehr oder weniger unregelmässig sei.

Ich wage zu behaupten, dass die Figuren 2—9 die ersten wirklich genauen und vollständigen Darstellungen der Verteilung der Seitenorgane erwachsener Urodelen sind. Es ist hocherfreulich, dass sie deutlicher als alle frühern dem Verteilungsschema nach KINGSBURY entsprechen.

(Das Auffinden aller Organe ist allerdings nicht leicht. Es ist überhaupt nur an der ungetrübten Haut des lebenden Tieres möglich. Diese muss bald schief, bald senkrecht, bald stärker, bald schwächer beleuchtet werden. Manche Organe sind ausserdem nur an der abgetrockneten, andere nur an der ins Wasser getauchten Haut zu sehen.)

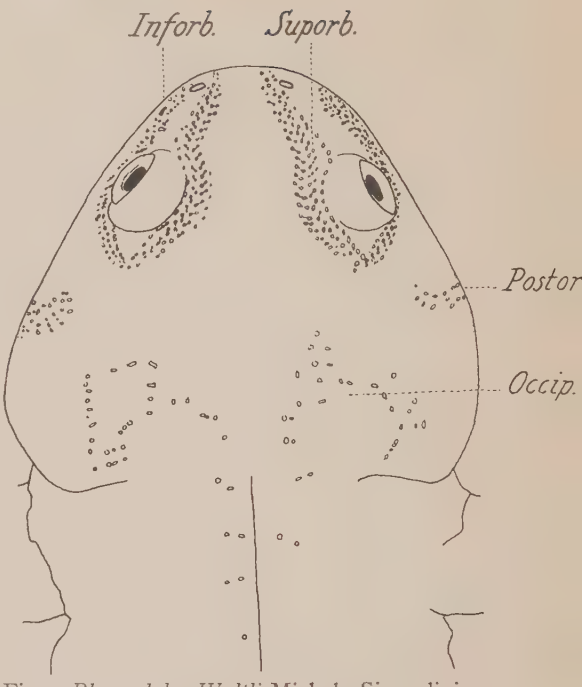

Fig. 3. *Pleurodeles Waltli* Michah. Sinneslinien des Kopfes. Dorsalansicht.

Bei den Urodelen lassen sich nach KINGSBURY folgende Sinneslinien unterscheiden:

Supraorbitallinie		Suporb.
Infraorbitallinie		Inforb.
Hyomandibulares Liniensystem,		
bestehend aus:	Postorbitallinie	Postorb.
	Jugularlinie	Jug.
	Angularlinie	Ang.
	Orallinie	Or.
	Gularlinie	Gul.
Occipitallinie		Occip.
Obere Rumpfseitenlinie		Osl.
Mittlere Rumpfseitenlinie		Msl.
Untere Rumpfseitenlinie		Usl.

(Obige Abkürzungen werden in Fig. 2—16 und Fig. 20—33 verwendet.)

Die Sinneslinien exkl. hyomandibulares System.

Die obere Seitenlinie (Fig. 2; Fig. 6) beginnt in der Nackengegend und zieht dann, etwa in der Mitte zwischen mittlerer Seitenlinie und Medianebene, nach hinten. Meist endet sie in der Höhe des Afters, nur bei *Necturus* (99) erreicht sie beinahe die Schwanzspitze.

Die mittlere Seitenlinie (Fig. 2; Fig. 6) beginnt hinter der Kiemenregion und zieht über dem Septum, das dorsale und ventrale Rumpfmuskeln trennt, nach hinten. Auf der Höhe des Afters biegt sie in der Regel nach oben zur Ansatzlinie des dorsalen Flossensaums. Auf ihr zieht sie bis zur Schwanzspitze nach hinten.

Die untere Seitenlinie (Fig. 2; Fig. 6) beginnt etwas hinter der Kehlfalte und zwischen den Vorderbeinen. Dann zieht sie, oft seitlich etwas ausgeschweift, zu den Hinterbeinen und endet in der Aftergegend.

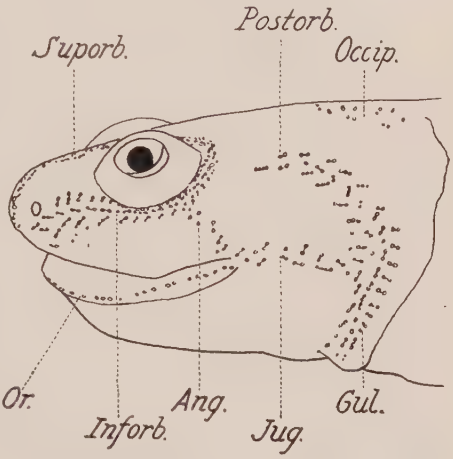

Fig. 4. *Pleurodeles Waltli* Michah. Sinneslinien des Kopfes. Lateralansicht.

Die Occipitallinie (Fig. 3—4; Fig. 7—8) ist die am schlechtesten definierte aller Sinneslinien. Von einer „Linie" kann man kaum sprechen, da ihre Organe meist weit zerstreut sind. Ihre Ausdehnung wechselt. Sie kann ganz isoliert sein oder nach vorn mit Supraorbital-, Infraorbital- und Postorbitallinie, nach hinten mit den beiden obern Seitenlinien verschmelzen. Oft ist eine occipitale Querkommissur angedeutet.

Die Supraorbitallinie (Fig. 3—5; Fig. 7—8) beginnt kurz hinter dem Auge und zieht dann medial von Auge und Nasenöffnung zur Schnauzenspitze, wobei sie zwischen und vor diesen mit der Infraorbitallinie verschmelzen kann.

Die Infraorbitallinie (Fig. 3—5; Fig. 7—8) beginnt an der gleichen Stelle und gelangt dann lateral von Auge und Nasenöffnung zur Schnauzenspitze.

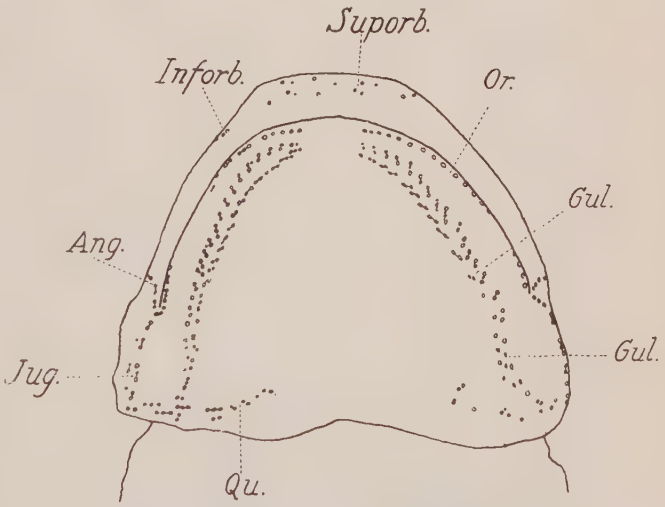

Fig. 5. *Pleurodeles Waltli* Michah. Sinneslinien des Kopfes. Ventralansicht.

Das hyomandibulare System.

Die hyomandibularen Linien bilden eine Einheit, die sich zwanglos in die folgenden fünf Unterabteilungen gliedern lässt.

Die Postorbitallinie (Fig. 3—4; Fig. 8) beginnt hinter dem Auge in der Nähe der Supra- und Infraorbitallinie. Sie zieht dann nach hinten und abwärts zu einem Punkt etwa in der Mitte zwischen Kiemenregion und Mundwinkel.

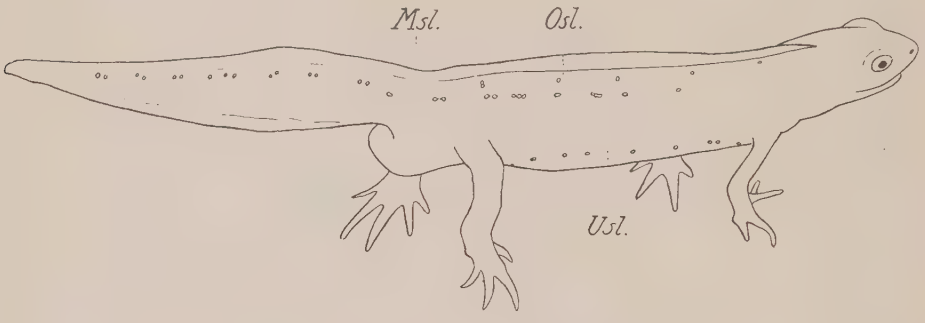

Fig. 6. *Triton alpestris* Laur. Sinneslinien des Rumpfes.

Die Jugularlinie (Fig. 4—5; Fig. 8—9) ist als Fortsetzung der Linea postorbitalis, die in der Kiemenregion scharf umbiegt, aufzufassen. Sie zieht zum Mundwinkel.

Die Angularlinie (Fig. 4—5; Fig. 8) verbindet Jugular- und Orallinie mit der Infraorbitallinie. Dass sie dem hyomandibularen System angehört, erweist ihre Innervation durch den Ramus mentalis.

Die Orallinie (Fig. 4—5; Fig. 8—9) ist die Fortsetzung der Linea jugularis. Sie liegt auf dem Unterkieferrand.

Die Gularlinie (Fig. 4—5; Fig. 8—9) zieht von der Stelle, wo sie sich von der Linea postorbitalis trennt, zur Kehlhaut und auf dieser nach vorn bis ans rostrale Ende des Unterkiefers. Unmittelbar vor der Kehlfalte kann eine Querkommissur angedeutet sein, die vom Anfang der Gularlinie entspringt (Fig. 5; Fig. 9; Fig. 10).

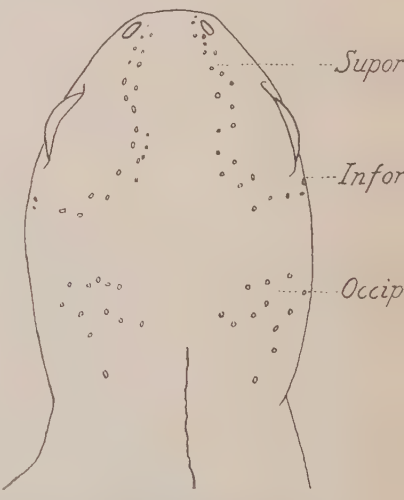

Fig. 7. *Triton alpestris* Laur. Sinneslinien des Kopfes. Dorsalansicht.

Das hyomandibulare Liniensystem besteht also aus einem anfangs ungeteilten Stamm, der sich in zwei Äste gabelt (Fig. 10; Fig. 17, *a*). Diese Einsicht wurde zuerst von KINGSBURY (66) gewonnen, und zwar nur durch die Vergleichung der Topographie der Seitenorgane bei einer grossen Zahl von Urodelen.

Die Untersuchung der Nerven bestätigte darauf die Auffassung des Systems als einer durch die Mundspalte nach hinten eingeknickten und auf dem Unterkiefer gespaltenen Linie (z. B. 24, 68, 108, 109).

Und die embryologische Untersuchung zeigte das Auswachsen einer ungeteilten, von ihrem Nerv begleiteten Sinneslinie in den Hyoidbogen, die Spaltung an ihrer Spitze und die Einknickung dieser Gabel an der Stelle, wo die beiden Zinken an das ungeteilte Stück ansetzen (z. B. 124).

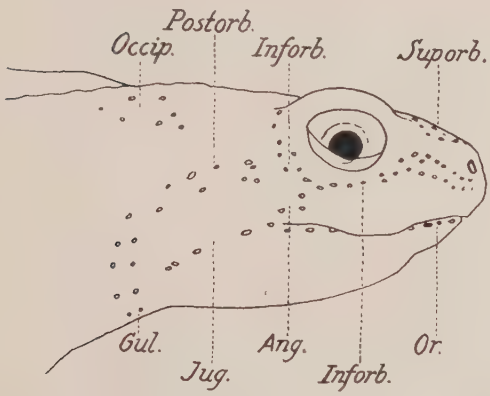

Fig. 8. *Triton alpestris* Laur. Sinneslinien des Kopfes. Lateralansicht.

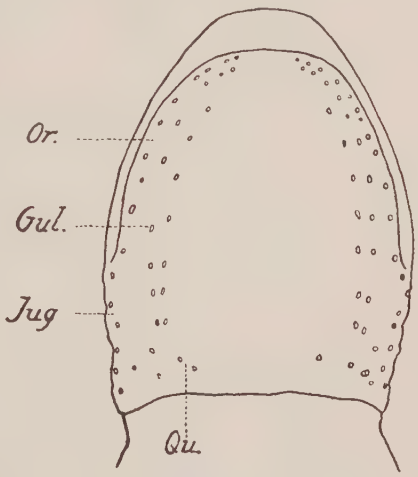

Fig. 9. *Triton alpestris* Laur. Sinneslinien des Kopfes. Ventralansicht.

Der Grundtypus für alle Amphibienordnungen. (Fig 10.)

Die Lage der Sinneslinien aller Urodelen entspricht den oben gemachten Angaben. Wo im Alter die typische Anordnung etwas verwischt ist, war sie wenigstens auf den Larvenstadien vorhanden.

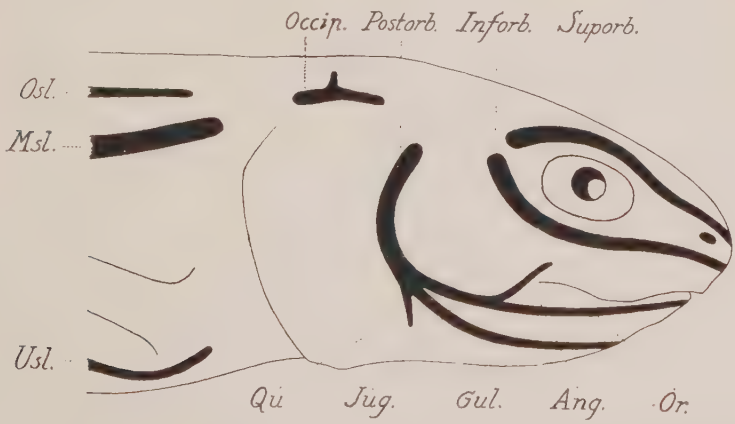

Fig. 10. Schema der Anordnung der Urodelen-Sinneslinien. Zugleich Grundtypus für alle Amphibienordnungen.

Weil in der Anordnung der Sinneslinien und besonders ihrer Nerven bei den Urodelen eine erstaunliche Gleichförmigkeit herrscht, wie sie nur bei uralten, morphologisch gefestigten Merkmalen auftreten kann, weil diese

Gleichförmigkeit den Anuren fehlt und weil die Urodelen auch in ihrem sonstigen Bau die ursprünglichsten der rezenten Amphibien sind, so betrachte ich diese Anordnung als Grundtypus für die Amphibien überhaupt.

Auf ihn wird im folgenden die Anordnung der Seitenorgane der andern Amphibien zurückgeführt. Und dass eine solche Zurückführung möglich ist, beweist umgekehrt die Richtigkeit der Annahme des Urodelen-Verteilungsschemas als Grundtypus.

Im gleichen Sinne spricht die hochwichtige Tatsache, dass sich die Urodelen-Sinneslinien, wie sie in Fig. 10 dargestellt sind, ohne weiteres mit denen der Fische vergleichen lassen. Sie würden mit dem für die Fische geltenden Schema geradezu übereinstimmen, wäre nicht der hyomandibulare Zug auf dem Unterkiefer gespalten, was indessen auch bei Fischen häufig vorkommt.

B. DIE SCHÄDELRINNEN DER STEGOCEPHALEN.

(Fig. 11; Fig. 17, *b*.)

Man vergleicht die Rinnen auf dem Schädel der Stegocephalen mit den Sinneskanälen der Fische und nimmt an, dass sie Seitenkanäle enthalten hätten. In der Lage der Rinnen und Kanäle bestehen manche Übereinstimmungen zwischen Ganoiden und Stegocephalen. Nur eine der Rinnen, die, die hinter dem Auge beginnt und von dort nach hinten zieht, widersetzt sich hartnäckig jedem Vergleich.

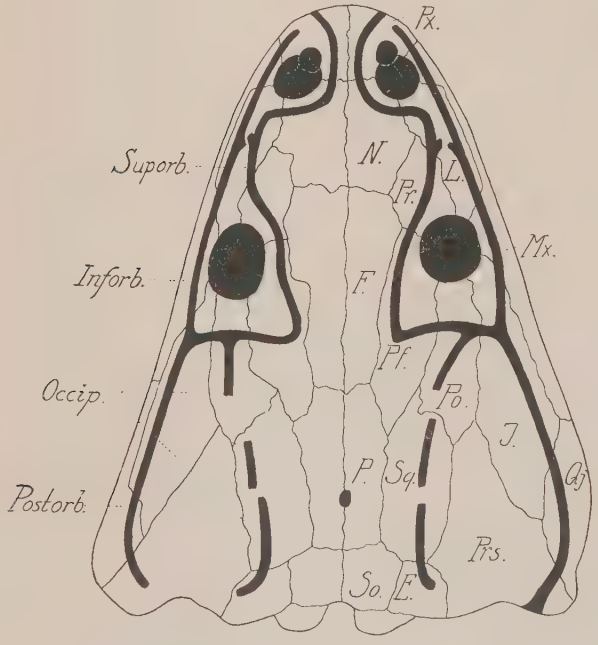

Fig. 11. Schädel von *Anaschisma Browni* Branson mit den charakteristischen Rinnen. Dorsalansicht. Nach Moodie (99). Vergleich der Rinnen mit den Sinneslinien der Urodelen.

Merkwürdigerweise hat noch niemand den naheliegenden Vergleich der Rinnen mit den Sinneslinien der Urodelen versucht. Dass sich Stegocephalen und Urodelen in dieser Beziehung ähnlich sind, beweist der Abdruck eines Stegocephalenschwanzes (99), auf dem die Lage der Sinneslinien durch Reihen pigmentierter Schüppchen angedeutet ist. Die Übereinstimmung mit der Lage der obern und mittlern Seitenlinie von *Necturus* (124) ist auffallend.

Den Vergleich der Schädelrinnen führe ich an Hand von Fig. 11 von *Anaschisma Browni* Branson durch. Andere rinnentragende Stego-

cephalen unterscheiden sich in dieser Beziehung kaum von dem gewählten Beispiel.

Die Homologie der Supra- und Infraorbitallinie mit den gleichgelagerten Rinnen ist unzweifelhaft.

Die Stegocephalen besitzen eine Occipitalrinne, die den occipitalen Gruppen der Urodelen zu entsprechen scheint. Es kann auch eine occipitale Querkommissur vorkommen und die Rinne kann sich mit Supra- und Infraorbitalrinne, bei den einzelnen Vertretern in etwas verschiedener Weise, verbinden, was ja auch bei Urodelen vorkommt.

Es bleibt nun noch die Rinne, die hinter dem Auge beginnt und in die Gegend des Kiefergelenks zieht. Ich vergleiche sie mit der Postorbitallinie der Urodelen, der sie nach ihrer Lage genau entspricht. Auch diese kann sich vorn mit der Infraorbitallinie verbinden, die Übereinstimmung ist also vollständig.

Die andern Rinnen des hyomandibularen Systems haben sich natürlich nicht erhalten können, mit Ausnahme der Oralrinne. Diese ist denn auch bei verschiedenen Stegocephalen auf dem Unterkiefer gefunden worden (99).

Die Schädelrinnen der Stegocephalen und die Sinneslinien der Urodelen stimmen also bis in Einzelheiten überein. Insbesondere besitzen beide Ordnungen die ausserordentlich charakteristische Postorbitallinie (Fig. 17, *a*; Fig. 17, *b*).

C. DIE SINNESLINIEN DER ANUREN.

(Fig. 12—17; Fig. 20—33.)

Die Sinneslinien der aglossen Anuren. (Fig. 17, *c*; Fig. 20—33.)

Die Sinneslinien der aglossen Anuren werden im II. Teil eingehend beschrieben, ich kann mich deshalb kurz fassen.

Alle Aglossen unterscheiden sich von den Urodelen durch den Besitz einer Linea accessoria und die Umbiegung der Supraorbitallinie auf der Stirn (Fig. 20; Fig. 23; Fig. 25; Fig. 27; Fig. 32).

Abgesehen davon ist die Lage der Sinneslinien von *Hymenochirus* (Fig. 20—23) ganz urodelenartig. Das zeigt sich besonders durch das Vorhandensein einer Supra- und Infraorbitallinie, die noch keine nähern Beziehungen zum Auge gewonnen haben und durch die charakteristische Entwicklung des hyomandibularen Systems.

Bei *Pipa* (Fig. 17, *c*; Fig. 25—28) haben sich die Linien um das Auge zu einem Ring zusammengeschlossen. Die Seitenorgane sind extrem stark entwickelt. Die Sinneslinien des Kopfes sind durch dessen Verkürzung und die Entwicklung der gezackten Hautlappen an den Mundwinkeln in ihrem Verlauf gestört. Doch sind die Unterschiede gegenüber *Hymenochirus* nur graduell.

Da sich *Hymenochirus* und *Pipa* in der Anordnung der Sinneslinien den Urodelen nähern, so sind sie, was dieses Merkmal anbetrifft, die ursprünglichsten Anuren. Sie liefern das bisher fehlende Bindeglied zwischen dem Sinneslinientypus der Urodelen und dem der Larven der phaneroglossen Anuren.

Die Sinneslinien der Larven der phaneroglossen Anuren. (Fig. 17, *d—i*; Fig. 12—16.)

Die Topographie der Seitenorgane der Anurenlarven ist sehr schlecht untersucht, von einer vergleichenden Betrachtung ist nie die Rede gewesen.

Bei der Durchführung meiner Ableitung habe ich mich nur mit dem hyomandibularen System zu beschäftigen, denn dieses scheint einem Vergleich fast unüberwindliche Schwierigkeiten zu bereiten. Die Besprechung der andern Sinneslinien kann ich beiseite lassen, da sie im wesentlichen mit denjenigen der Urodelen übereinstimmen.

Die grossen Unterschiede, die im Bau der Mundgegend zwischen Anurenlarven einerseits, Urodelen und erwachsenen Aglossen anderseits, bestehen, müssen auch in einer verschiedenen Lage der hyomandibularen Linien zum Ausdruck kommen.

Urodelen- und Anurenlarven unterscheiden sich durch die Grösse des Mundes. Bei Urodelen ist er gross und weit geschlitzt, bei Anurenlarven klein und terminal gelegen. Ihr Schnabel ist ein typisches Larvenmerkmal und als solches von einem Zustand, wie ihn die Urodelen zeigen, abzuleiten.

Man stelle sich also einen Augenblick eine Anurenlarve mit Urodelenmund vor. Eine solche Ur-Anurenlarve, die sicher einmal existiert hat, musste Sinneslinien in der Anordnung des Urodelenschemas besitzen.

Nun wurde der Mund immer kleiner. Das hatte zur Folge, dass die Mundwinkel weiter nach vorn rutschten. Was hatte das für einen Einfluss auf die Lage der Sinneslinien?

Für die beiden bei den Urodelen auf dem Unterkiefer verlaufenden Linien, die Linea gularis und jugularis-oralis, ist ihr caudo-cranial gerichteter Verlauf bezeichnend. Er ist durch die Lage der weit geschlitzten Mundspalte bedingt, die das proximale Ende der Linien nach hinten gedrängt hat. Zur Embryonalzeit ist die Richtung der beiden Unterkieferlinien anders. Sie verlaufen in latero-medialer Richtung und die freien Enden der beiderseitigen Linien stossen in der Medianebene zusammen.

Wird nun bei der Ur-Anurenlarve der Mund immer kleiner, so muss dieser Zustand wieder erreicht werden. Die Sinneslinien machen also eine Drehung um 90 Grad, so dass sie aus der Sagittalebene in eine Transversalebene zu liegen kommen.

Die Angularlinie ist an den Mundwinkel gebunden. Sie wird mit diesem nach vorn rücken. Ihre Verbindung mit der Infraorbitallinie muss sich dadurch immer weiter nach vorn verschieben. Ist der Mund schliesslich zum terminalen Larvenschnabel geworden, so wird auch die Angularlinie annähernd terminal liegen und sich dort mit der Infraorbitallinie verbinden.

Durch die Fixierung der Angularlinie am Mundwinkel kann sich nicht die ganze Jugular-Orallinie, sondern nur die Orallinie allein aufrichten, indem sie bei der oben beschriebenen Drehung an ihrer Verbindungsstelle mit der Jugularlinie abgeknickt wird. Diese letztere wird ihre ursprüngliche, caudo-craniale Richtung beibehalten.

Schliesslich wäre denkbar, dass sich Gular- und Orallinie nicht nur aufrichteten, sondern sogar nach hinten umkippen würden.

Die Lage der Sinneslinien der wenigen Anurenlarven, die darauf näher untersucht sind, stellt eine vollständige Stufenreihe der Umformungen, die vorhin theoretisch abgeleitet wurden, dar.

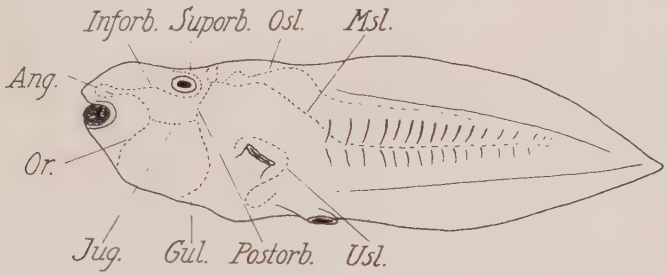

Fig. 12. Larve von *Pelobates cultripes* Cuv. Verlauf der Sinneslinien. Nach LATASTE (74).

Pelobates cultripes Cuv. (Fig. 12; Fig. 17, *d*). Die Larve von *Pelobates* besitzt ein dem für Urodelen gegebenen Schema entsprechendes System hyomandibularer Sinneslinien, mit folgenden, durch die Anuren-Larvenorganisation bedingten Verschiebungen:

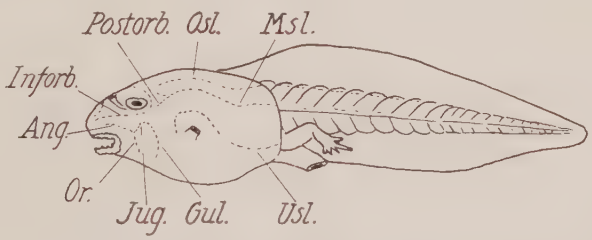

Fig. 13. Larve von *Pelodytes punctatus* Daud. Verlauf der Sinneslinien. Nach BOULENGER (6).

Die Gular- und Orallinie haben sich aufgerichtet.

Die Orallinie ist gegen die Jugularlinie abgeknickt.

Die Angularlinie hat sich nach vorn verschoben und mit dem Ende der Infraorbitallinie verbunden.

Der Winkel zwischen Postorbital- und Gularlinie ist geschwunden. Beide scheinen eine Einheit zu bilden.

Pelodytes punctatus Daud. (Fig. 13; Fig. 17, *e*). Die Postorbitallinie hat ihre Verbindung mit der Gular- und Jugularlinie verloren, hängt dagegen mit der mittlern Seitenlinie zusammen.

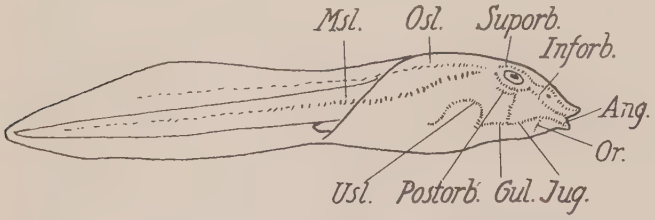

Fig. 14. Larve von *Rana clamata* Daud. Verlauf der Sinneslinien. Nach Bowen (8).

Die Angular- und Infraorbitallinie besitzen keine Verbindung.

Die Orallinie ist bereits nach hinten umgekippt.

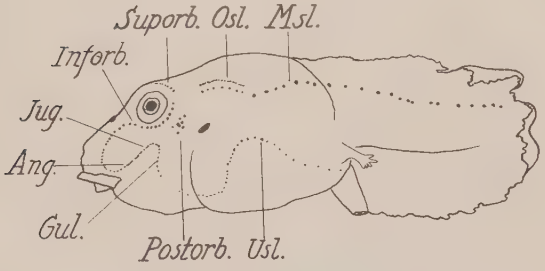

Fig. 15. Larve von *Bombinator pachypus* Bp. Verlauf der Sinneslinien.

Rana catesbyana Shaw. (Fig. 17, *f*). Wie *Pelodytes*, doch ist die Postorbitallinie vollständig. Die Angularlinie scheint zu fehlen. Gular- und Orallinie sind weiter nach hinten umgekippt.

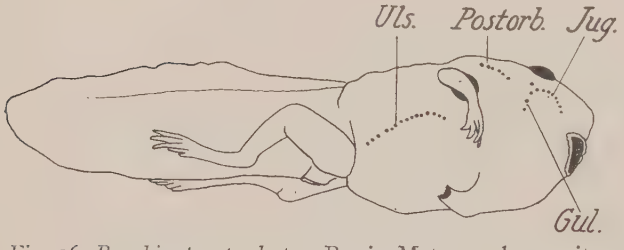

Fig. 16. *Bombinator pachypus* Bp. in Metamorphose mit Resten der Sinneslinien.

Rana clamata Daud. (Fig. 14; Fig. 17, *g*). Angular- und Infraorbitallinie stehen nicht miteinander in Verbindung. Wäre das, wie bei *Pelobates*, der Fall, so würde ein Linienzug von der Infraorbitallinie über Angular-, Jugular- und Gularlinie zur untern Seitenlinie ziehen, da die Gularlinie jetzt vollständig nach hinten umgekippt ist und sich mit dem Anfang der untern Seitenlinie verbunden hat.

Bombinator pachypus Bp. 24,5 mm (Fig. 15; Fig. 17, *h*). Was bei *Rana clamata* erst angedeutet war, ist hier vollendet. Es besteht eine einheitliche Infraorbital-Angular-Jugular-Gular-Seitenlinie. Die Orallinie fehlt und von der Postorbitallinie ist nur ein isoliertes Häufchen von Seitenorganen vorhanden.

Bei der Unke sind die Sinneslinien also extrem umgewandelt und teilweise reduziert. Wer würde bei Betrachtung von Fig. 15 an die Möglichkeit

denken, diese Sinneslinien auf das Urodelen-Schema zurückführen zu können? Und dennoch ist eine lückenlose Stufenreihe vorhanden.

Bombinator pachypus Bp. 31 mm (Fig. 16; Fig. 17, *i*). Ein grosser Teil der Organe ist äusserlich nicht mehr sichtbar. Nur Reste der Postorbital-, Gular- und Jugularlinie sind noch vorhanden.

Eine Probe für die Richtigkeit meiner Deutung der Sinneslinien der Anurenlarven muss sich aus dem Studium des Verlaufs ihres Nervus mentalis ergeben. Der Ramus mentalis internus, der bei Urodelen von hinten nach vorn läuft (Fig. 18), muss bei Anurenlarven mit umgekippter Gularlinie von vorn nach hinten ziehen. Der Ramus mentalis externus muss, soweit er der Jugularlinie angehört, nach vorn zum Mundwinkel ziehen. Dort wird er plötzlich scharf nach hinten biegen, um der umgekippten Orallinie folgen zu können.

Für diese Probe kommt nur die Arbeit Strongs (142) in Betracht. Sie ist an der Gattung *Rana,* die nach hinten gekippte Linien besitzt, durchgeführt. Leider sagt Strong nicht, an welcher Art.

Der Ramus mentalis verhält sich nun in der Tat so, wie ich es vor Kenntnis dieser Arbeit aus theoretischen Gründen vermutete (Fig. 19). Dadurch erhält meine Ableitung einen hohen Grad von Wahrscheinlichkeit.

Anderseits wird es nun möglich, die beiden Äste des Ramus mentalis der Anuren mit dem Ramus mentalis internus und externus der Urodelen zu vergleichen. Strong hatte die beiden Nerven nicht einmal mit einem eigenen Namen versehen.

Fig. 17 stellt, ausgehend von dem bei den Urodelen verwirklichten Grundtypus (Fig. 17, *a*), nochmals die gesamte Ableitung der Anuren-Sinneslinien dar.

D. DIE SINNESLINIEN DER GYMNOPHIONEN.

In der Ordnung der Gymnophionen ist die Lage der Seitenorgane bei einer einzigen Art einigermassen bekannt, bei dem durch Sarasin (132) untersuchten *Ichthyophis glutinosus.* Ein eingehender Vergleich mit den Sinneslinien der Urodelen ist noch nicht versucht worden.

Die Supra- und Infraorbitallinie verhalten sich durchaus typisch. Es ist eine unverkennbare Postorbitallinie, wie sie für die Urodelen so ausserordentlich charakteristisch ist, vorhanden. Es findet sich eine Jugular- und Orallinie. Die Angularlinie ist dagegen nur undeutlich zu erkennen. Auf der Kehlhaut scheint eine Gularlinie zu liegen, doch auch diese ist nicht deutlich ausgeprägt. Dagegen ist eine deutliche Occipitallinie vorhanden.

Merkwürdigerweise sollen die Gymnophionen nur eine Rumpfseitenlinie

besitzen. Sollte sich das bestätigen, so wären sie, was die Anordnung der Sinneslinien anbetrifft, die am meisten abgeleiteten aller Amphibien. Das halte ich für unwahrscheinlich und glaube bis auf weiteres immer noch, dass auch hier drei Seitenlinien zu finden wären.

Auch die Anordnung der Sinneslinien der Gymnophionen kann, soweit die spärlichen Angaben einen Schluss zulassen, auf das allgemeine Schema zurückgeführt werden. Es fügen sich also alle vier Amphibienordnungen dem bei den Urodelen verwirklichten Grundtypus.

3. Abschnitt.

DIE NERVEN DES SEITENORGANSYSTEMS DER AMPHIBIEN.

A. DIE LEHRE VON DER FUNKTIONELLEN TEILUNG DES NERVENSYSTEMS ALS VORBEDINGUNG FÜR DAS VERSTÄNDNIS DER NERVEN DER SEITENORGANE.

Das Nervensystem der Amphibien ist schon früh untersucht worden und dabei stiess man gelegentlich auch auf Seitenorgannerven, doch ohne ihre Natur zu erkennen.

Man suchte sie mit den Nerven der Amnioten und erwachsenen Anuren zu vergleichen, da noch nicht bekannt war, dass diesen eine solche Nervkomponente fehlt, und gelangte so zu ganz verfehlten Homologien.

Gegen Ende des letzten Jahrhunderts setzte dann, hauptsächlich durch die Arbeit englischer und amerikanischer Forscher, ein gründliches Studium des Nervensystems der Wasserwirbeltiere ein. Zuerst wurde hauptsächlich an Fischen gearbeitet (z. B. 2, 21, 26, 35, 57). Dann erschien im Jahr 1895 die bahnbrechende Arbeit von Strong (142) über die Gehirnnerven der Amphibien. Es ist nicht übertrieben, wenn man diese (neben dem Bericht, in dem F. E. Schulze die Entdeckung der Seitenorgane bei den Amphibien mitteilt [137]) als wichtigsten Beitrag zur Kenntnis dieses Organsystems bezeichnet.

Strong beweist, dass die die Seitenorgane versorgenden Fasern bei den Amphibien wie bei den Fischen nur durch die Wurzeln der Nn. VII, IX und X ins Gehirn eintreten. Und er zeigt, dass beim Übergang zum Landleben die Nervkomponente der Seitenorgane völlig schwindet und bei den Amnioten und den meisten erwachsenen Amphibien kein Homologon besitzt. Alle wichtigen, das Seitenorgan-Nervensystem der Amphibien betreffenden Fragen haben durch Strong eine Lösung gefunden. Seither ist eine Menge ausgezeichneter Arbeiten auf diesem Gebiet erschienen (z. B. 9, 23—25, 28, 68,

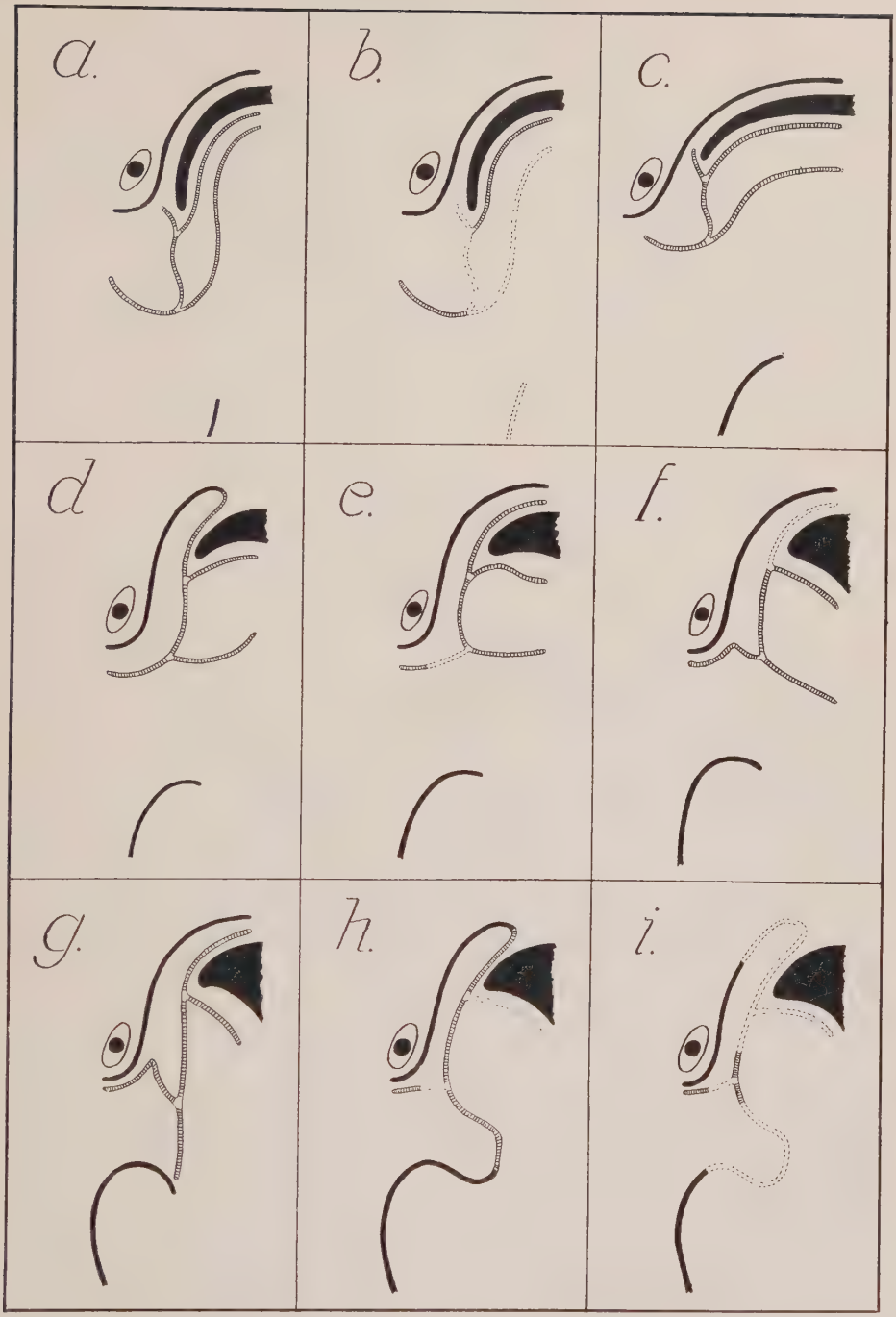

Fig. 17. Der Grundtypus des hyomandibularen Liniensystems (*a*) und seine Umformungen bei Stegocephalen (*b*) und Anuren (*c—i*). *a*: Grundtypus, *b*: Stegocephalen, *c*: *Hymenochirus-Pipa*, *d*: *Pelobates cultripes*, *e*: *Pelodytes punctatus*, *f*: *Rana catesbyana* (nach KINGSBURY, 66), *g*: *Rana clamata*, *h*: *Bombinator pachypus*, Larve, *i*: *Bombinator pachypus* in Metamorphose. *a—i* sind Ventralansichten des Kopfes. Die laterale Kopfpartie ist nach unten geklappt, so dass Auge und Infraorbitallinie sichtbar werden. Mundspalte schwarz, man beachte ihre stufenweise Formveränderung. Infraorbitallinie und untere Seitenlinie schwarz, hyomandibulares System quer schraffiert, oder, wo fehlend, gestrichelt.

71, 105—110). Sie alle haben STRONGS Resultate bestätigt, sie daneben natürlich auch ausgebaut und ergänzt.

Die Resultate all dieser Arbeiten sind schliesslich zu einem harmonischen, in sich abgeschlossenen Ganzen zusammengefügt worden, der Lehre von der funktionellen Teilung des Nervensystems (JOHNSTON in zahlreichen Arbeiten, z. B. 63). Sie ist äusserst gut begründet und muss heute jeder Untersuchung über Nerven zugrunde gelegt werden.

Sie gibt auch auf die Frage nach dem Verhalten der Seitenorgannerven beim Übergang zum Landleben endgültige und eindeutige Antwort und ich muss deshalb ihre Grundzüge hier kurz anführen.

In Form einzelner Thesen lässt sie sich etwa folgendermassen zusammenfassen:

1. Nervenfasern, welche dieselbe Art von Endorganen versorgen, besitzen alle das gleiche Zentrum oder serial homologe Zentren.

2. Alle Fasern, welche die gleichen zentralen und peripheren Verbindungen besitzen, gehören zu ein und demselben System von Nervkomponenten.

3. Ein Gehirnnerv enthält in der Regel verschiedene Nervkomponenten, die sich nur an seinem peripheren und zentralen Ende voneinander trennen.

4. Es gibt keine Übergänge zwischen den verschiedenen, funktionell differenzierten Nervkomponenten.

5. Deshalb dürfen nur Nerven, die gleiche Faserkomponenten enthalten, verglichen werden.

6. Die funktionell verschiedenen Nervkomponenten lassen sich unterscheiden:

a) durch ihre streng getrennte periphere Endigung;
b) durch ihr streng spezifisches nervöses Zentrum;
c) durch abweichenden Bau ihrer Fasern.

7. Man hat folgende Nervkomponenten zu unterscheiden:

Allgemeine Hautsensibilität.
Allgemeine Hautkomponente.
Sie enthält die Fasern der freien Nervenendigungen und der Sinnesorgane, die als Modifikationen solcher aufzufassen sind.
Spezial-Hautsensibilität.
Spezial-Hautkomponente.
Sie enthält die Fasern der Sinnesorgane des Ohrs und der Seitenorgane.
Viszeral-Sensibilität.
Viszeral-Komponente.
Sie enthält die Fasern der freien Nervenendigungen der Schleimhäute und die Fasern der End- und Geschmacksknospen.
Motorische Komponenten.
Sie enthalten die Fasern der glatten und quergestreiften Muskulatur.

Aus der Lehre von der funktionellen Teilung ergeben sich für das Studium der Seitenorgannerven der Amphibien folgende Grundsätze:

1. Die Seitenorgannerven oder die Spezial-Hautkomponente des Nervensystems stellt eine einheitliche und scharf abgegrenzte Untergruppe ohne Übergänge zur allgemeinen Haut-Komponente und Viszeral-Komponente dar.

2. Es dürfen deshalb nie Nerven der Spezial-Hautkomponente mit solchen anderer Kategorien verglichen werden, wie das bis in die neueste Zeit immer wieder versucht wird. Nur Homologisierungen von Nerven gleicher Faserqualitäten sind statthaft.

3. Bei allen wirklich landbewohnenden Amphibien und bei den Amnioten fehlt die Spezial-Hautkomponente. Denn da sie infolge ihrer hohen Spezialisierung einer Umbildung und Neuanpassung nicht mehr fähig ist, so ist sie beim Übergang zum Landleben mit ihren Sinnesorganen, den Seitenorganen, zugrunde gegangen.

Das Verhalten der Seitenorgannerven der Wirbeltiere beim Übergang zum Landleben ist also abgeklärt. Die Spezial-Hautkomponente fehlt allen Landtieren, denn sie ist nicht imstande, das Absterben der Seitenorgane bei der Aufgabe des Wasserlebens durch irgendeine Neuanpassung zu überdauern.

B. DIE SEITENORGANNERVEN DER URODELEN. (Fig. 18.)

Wie bei der Besprechung der topographischen Anordnung der Sinneslinien gehe ich so vor, dass ich zuerst das Urodelen-Nervensystem beschreibe, das, aus den gleichen Gründen wie dort, als Typus für die Amphibien überhaupt zu gelten hat.

Damit werden dann die Nerven der Anuren und das wenige, was von den Gymnophionen bekannt ist, verglichen.

Die Gehirnnerven-Wurzeln und -Ganglien. Die Wurzeln der Seitenorgannerven der Urodelen. Es ist für das Amphibiengehirn charakteristisch, dass die Wurzeln der prä- und postauditiven Gehirnnerven sehr nahe zusammenrücken. Sie müssen sich in die Spalte zwischen Medulla oblongata und Ohrkapsel eindrängen und dadurch gelangen einerseits die proximalen Abschnitte der Nn. V und VII, anderseits diejenigen von Nn. IX und X in nahe Lagebeziehung. So kommt es zu mehr oder weniger weitgehenden Verschmelzungen.

Im extremen Fall, der bei den Anuren verwirklicht ist, finden sich schliesslich nur noch zwei Ganglienmassen, ein Ganglion prooticum und ein Ganglion postoticum commune.

Die Urodelen verhalten sich darin ursprünglich, dass bei ihnen diese Verschmelzung noch lange nicht so weit gediehen ist. Zwar sind die Ganglien der Nn. IX und X fast immer verschmolzen, aber die Wurzeln und Ganglien der Nn. V und VII bleiben deutlich getrennt. Nur das Ganglion lineae

lateralis dorsale VII verschmilzt beim Erwachsenen mit dem Ganglion Gasseri, woraus der Irrtum entstehen konnte, dass die Seitennerven des Kopfes aus dem N. V stammen.

An der Medulla oblongata eines Urodels fallen sogleich drei Nervenwurzeln auf. Eine liegt vor der Ohrkapsel, die zwei andern medial von dieser. Es sind die Ursprünge des N. V, des N. VII und der verschmolzenen Nn. IX und X. N. V interessiert hier nicht weiter. Die beiden andern bestehen wieder aus je zwei Wurzelgruppen, einer dorsalen und einer ventralen.

Die ventralen Wurzeln enthalten, mit Ausnahme des N. VIII, keine Fasern der Spezial-Hautkomponente. Hingegen enthalten die dorsalen nur solche. Sämtliche Nerven des Seitenorgansystems treten durch sie in die Medulla oblongata. Die Wurzeln anderer Gehirnnerven führen bei den Amphibien niemals Fasern der speziellen Hautsensibilität. Nach ihrem Eintritt vermengen sich die Fasern aus den verschiedenen Gehirnnerven sogleich und enden im Tuberculum acusticum.

Übersicht über die Seitenorgannerven der Urodelen.

1. Die praeauditiven Seitenorgannerven des N. VII.	
Radix lineae lateralis anterior	Rd. l. l. a.
a. Radix lineae lateralis dorsalis	Rd. l. l. d.
Ganglion lineae lateralis dorsale	Gl. l. l. d.
b. Truncus supraorbitalis	Tr. suporb.
c. Ramus ophthalmicus superficialis	R. opht. sup.
c′. Ramus oticus	R. ot.
b′. Truncus infraorbitalis	Tr. inforb.
Bestehend aus Ramus buccalis VII	R. buc.
und Ramus maxillaris V	R. max.
a′. Radix lineae lateralis ventralis	Rd. l. l. v.
Ganglion lineae lateralis ventrale	Gl. l. l. v.
b. Ramus mentalis	R. ment.
c. Ramus mentalis externus	R. ment. ext.
c′. Ramus mentalis internus	R. ment. int.
c″. Rami postorbitales	Rr. postorb.
2. Die postauditiven Seitenorgannerven der Nn. IX—X.	
Radix lineae lateralis posterior	Rd. l. l. p.
a. Radix lineae lateralis IX	—
Ganglion lineae lateralis IX	—
b. Ramus supratemporalis	R. suptemp.
a′. Radix lineae lateralis X	—
Ganglion lineae lateralis X	—
b. Ramus auricularis	R. aur.
b′. Ramus lateralis superior	R. lat. sup.
b″. Ramus lateralis medius	R. lat. med.
b‴. Ramus lateralis inferior	R. lat. inf.

(Die obige Nomenklatur der Seitenorgannerven stammt von NORRIS (108). Ich habe sie für Urodelen und Anuren (Fig. 18—19) verwendet. Die Abkürzungen werden in diesen Figuren ohne weitere Erklärung benützt.)

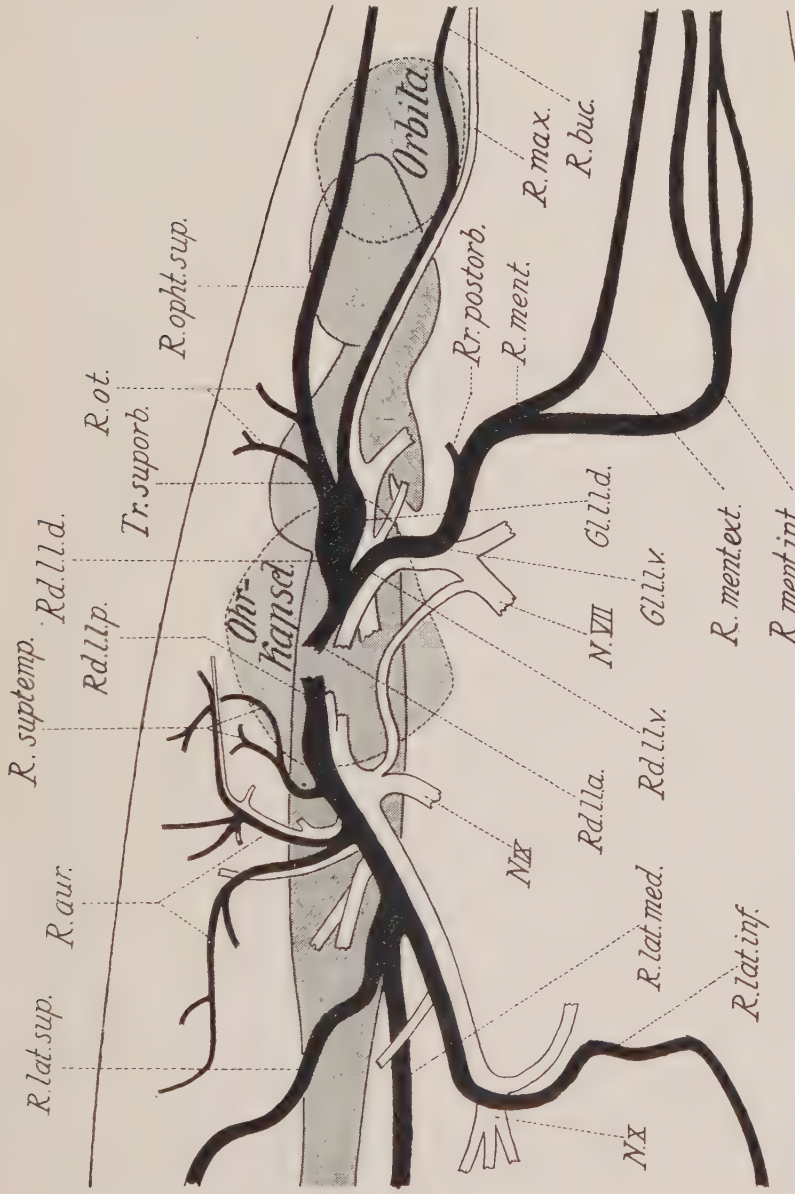

Fig. 18. *Amblystoma*. Projektion der Seitenorgannerven auf eine Sagittalebene. Nach COGHILL (24). Nomenklatur nach NORRIS (108). Vereinfacht. Es sind nur die Nerven, welche Fasern der Spezial-Hautkomponente führen, eingetragen. Die Gehirnnerven sind mit römischen Zahlen bezeichnet, übrige Abkürzungen Seite 334.

Die Radix lineae lateralis dorsalis und das Ganglion lineae lateralis dorsale. (Abkürzung: Rd. l. l. d. und Gl. l. l. d.) Eine einheitliche dorsale Fazialiswurzel besteht, wenn überhaupt,

nur längs einer ganz kurzen Strecke. Dann teilt sie sich in zwei Stämme, die Radix lineae lateralis dorsalis und ventralis.

Die Rd. l. l. d. macht sich vom N. VII los und zieht zum Ganglion Gasseri, mit dessen Dorsalseite sie und das aus ihr entstehende Gl. l. l. d. verschmelzen. Am rostralen Ende des Ganglion Gasseri löst sich die Rd. l. l. d. in zwei starke Stämme, den Truncus supraorbitalis und den Nervus buccalis, auf.

Will man das Verhalten der Sinnesliniennerven beim Übergang zum Landleben untersuchen, um festzustellen, ob sie eine Rückbildung erfahren haben, so ist dieser, die Nn. V und VII verbindende Zweig von grossem Nutzen. Er ist leicht freizupräparieren und seine Stärke gibt sichern Aufschluss über den Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems.

Ferner haben viele Untersucher über Cranialnerven der Urodelen gearbeitet, die dem Seitenliniensystem nicht das nötige Verständnis entgegenbrachten. Sie beschreiben es deshalb falsch oder gar nicht. Doch dieser Nervenzweig ist so auffällig, dass er überall, wo vorhanden, gesehen und abgebildet wurde. So kann man z. B. aus der Arbeit von Fish (39), der kein Wort über diesen Gegenstand verliert, sicher entnehmen, dass dem erwachsenen *Desmognathus* Seitenorgane fehlen.

Der Truncus supraorbitalis besteht aus Ramus ophthalmicus superficialis und Ramus oticus, die zusammen die Supraorbitallinie innervieren. Beide sind meist schon bei ihrem Austritt aus dem Ganglion getrennt.

Der Ramus ophthalmicus superficialis folgt in seinem Verlauf der Supraorbitallinie, die er, mit Ausnahme der am weitesten caudal gelegenen Organe, innerviert.

Der Ramus oticus entspringt in der Regel ungeteilt aus dem Truncus supraorbitalis, kann aber auch von Anfang an in zwei Ästchen geteilt sein (Fig. 18). Er ist mit Fasern der allgemeinen Hautsensibilität gemischt, die aus dem Ganglion Gasseri stammen. Er innerviert die hintersten Seitenorgane der Supraorbitallinie.

Der Truncus infraorbitalis ist ein zusammengesetzter Nerv. Er besteht aus dem Nervus maxillaris V, der allgemein-sensible, und dem Nervus buccalis VII, der Seitennerven-Fasern führt. In jüngern Larvenstadien sind beide Nerven noch selbständig, später bilden sie eine untrennbare Einheit.

Diese Mischung von speziell- und allgemein-sensibeln Fasern hat grosse Verwirrung hervorgerufen. Bei der Metamorphose schwinden in vielen Fällen die Seitenorgane und mit ihnen die entsprechenden Nerven. Enthält ein solcher nun aber ausser den speziellen noch allgemein-sensible Fasern, so bleiben diese natürlich erhalten und erwecken den Anschein, als ob nur die Seitenorgane, nicht aber ihre Nerven geschwunden wären.

Aus diesem Grund wird oft noch heute behauptet, der Ramus auricularis der Amnioten sei dem gleichbenannten Seitenorgannerv der Amphibien homolog, wovon natürlich keine Rede ist.

Der Nervus buccalis des Truncus infraorbitalis innerviert die Infraorbitallinie.

Die Radix lineae lateralis ventralis und das Ganglion lineae lateralis ventrale. (Abkürzung: Rd. l. l. v. und Gl. l. l. v.) Die Rd. l. l. v. bleibt längere Zeit mit dem Stamm des eigentlichen Fazialis verbunden. Sie bildet mit ihm den Truncus hyomandibularis. Dort, wo das Ganglion geniculi liegt, bildet sie ihr Gl. l. l. v. Aus diesem entsteht dann der Ramus mentalis.

Der Ramus mentalis bleibt noch eine kurze Strecke mit dem Fazialisstamm verbunden, dann löst er sich von ihm und zerfällt bald darauf in den Ramus mentalis externus und internus.

Der Ramus mentalis internus folgt dem Verlauf der Gularlinie, die er innerviert. Hat sich diese in Parallelreihen aufgelöst, so spaltet sich auch der Nerv in eine entsprechende Anzahl von Ästen (Fig. 18).

Der Ramus mentalis externus folgt der Jugular-, Angular- und Orallinie. Er versorgt die beiden letztern und Teile der Jugularlinie.

Die Rami postorbitales. Etwa von der Stelle, wo sich der Ramus mentalis in seine zwei Endäste gabelt, geht eine Anzahl feiner Nerven nach aussen. Bei den einen Gattungen entspringen sie vom ungeteilten Ramus mentalis, bei den andern von seinen Ästen. Man darf wohl annehmen, dass die, die die Jugularlinie versorgen, zum Ramus mentalis externus, diejenigen, die die Postorbitallinie innervieren, zum ungeteilten Ramus mentalis gehören.

Die Radix und das Ganglion lineae lateralis Glossopharyngei, der Ramus supratemporalis Glossopharyngei. Erst in neuerer Zeit ist bei Urodelen (108) und Anuren (71) nachgewiesen worden, dass der Ramus supratemporalis mit Wurzel und Ganglion dem N. IX angehört. Auf jungen Stadien ist er noch nicht mit dem N. X verschmolzen. Der Ramus supratemporalis versorgt die vordern Seitenorgane der Occipitalgegend.

Die Radix und das Ganglion lineae lateralis Vagi sind bis zum Zerfall in ihre Endäste mit dem Hauptstamm des Vagus verschmolzen.

Der Ramus auricularis zieht zur Nackengegend und innerviert die mehr caudal gelegenen occipitalen Seitenorgane. Er bildet mit dem Ramus supratemporalis einen Plexus und ist mit allgemein-sensibeln Fasern gemischt.

Die Rami laterales. Die Rami laterales superior und medius entspringen getrennt aus dem Ganglion. Sie gelangen auf dem kürzesten Weg, ohne sich je mit Fasern anderer Qualitäten zu mischen, unter ihre Sinneslinien, deren Verlauf sie folgen. Der Ramus lateralis inferior ist eine Strecke

weit mit dem Ramus intestinalis X verschmolzen, bis er sich frei macht und zu seiner Sinneslinie zieht.

Das Seitenorgansystem der Urodelen weist eine erstaunliche, direkt versteinert anmutende Konstanz innerhalb der ganzen Ordnung auf. So sieht z. B. das System unserer Tritonen dem irgendeines Perennibranchiaten zum Verwechseln ähnlich. Nur uralte, morphologisch gefestigte Organsysteme können sich so verhalten.

Beim Studium der Nerven erkennt man also von neuem den hohen vergleichend-anatomischen Wert des Seitenorgansystems und die Aufstellung des Urodelen-Seitenorgansystems als Grundtypus wird dadurch nochmals gerechtfertigt.

C. DIE SEITENORGANNERVEN DER ANURENLARVEN. (Fig. 19.)

Was von den Seitenorgannerven der erwachsenen aglossen Anuren bekannt ist, wird im II. Teil besprochen.

Für den Vergleich der Nerven der Anurenlarven mit denen der Urodelen halte ich mich an die berühmte Arbeit Strongs (142) (Fig. 19). Die Ähnlichkeit mit den Seitennerven der Urodelen ist gross und so kann ich mich kurz fassen. Ich erwähne nur die Unterschiede zwischen beiden Ordnungen.

Wie schon bei den Urodelen erwähnt, verschmelzen bei den Anuren alle Ganglien der praeotischen Region zu einem Ganglion praeoticum, die der postotischen zu einem Ganglion postoticum commune. Aber abgesehen von dem nahen Zusammenrücken und schliesslichen Verschmelzen verhalten sich die Nervenwurzeln und Ganglien, auch die der Seitennerven, wie bei den Urodelen.

Der Ramus buccalis verschmilzt nicht mit dem dem Ramus maxillaris der Urodelen homologen Nervenzweig, obgleich er genau den gleichen Verlauf wie dieser besitzt.

Ich habe im Abschnitt über die Sinneslinien der Anuren bewiesen, dass auch diesen, wie den Urodelen, ein Ramus mentalis internus und externus zukommt. Die abweichende Lage dieser Nerven lässt sich aus der Verschiebung, die die entsprechenden Sinneslinien erfahren haben, erklären.

Die Anurenlarven besitzen keine Rami postorbitales. Doch auch diejenigen der Urodelen sind nur Ästchen, einerseits des ungeteilten R. mentalis, anderseits des R. mentalis externus, die dort zu den Seitenorganen ziehen, wo der Hauptnervenstamm eine tiefe Lage besitzt. Bei den Anuren liegen diese Nervenstämme nun oberflächlich und damit ist kein Grund zur Ausbildung der Rami postorbitales vorhanden.

Ein Ramus auricularis X scheint den Anurenlarven zu fehlen.

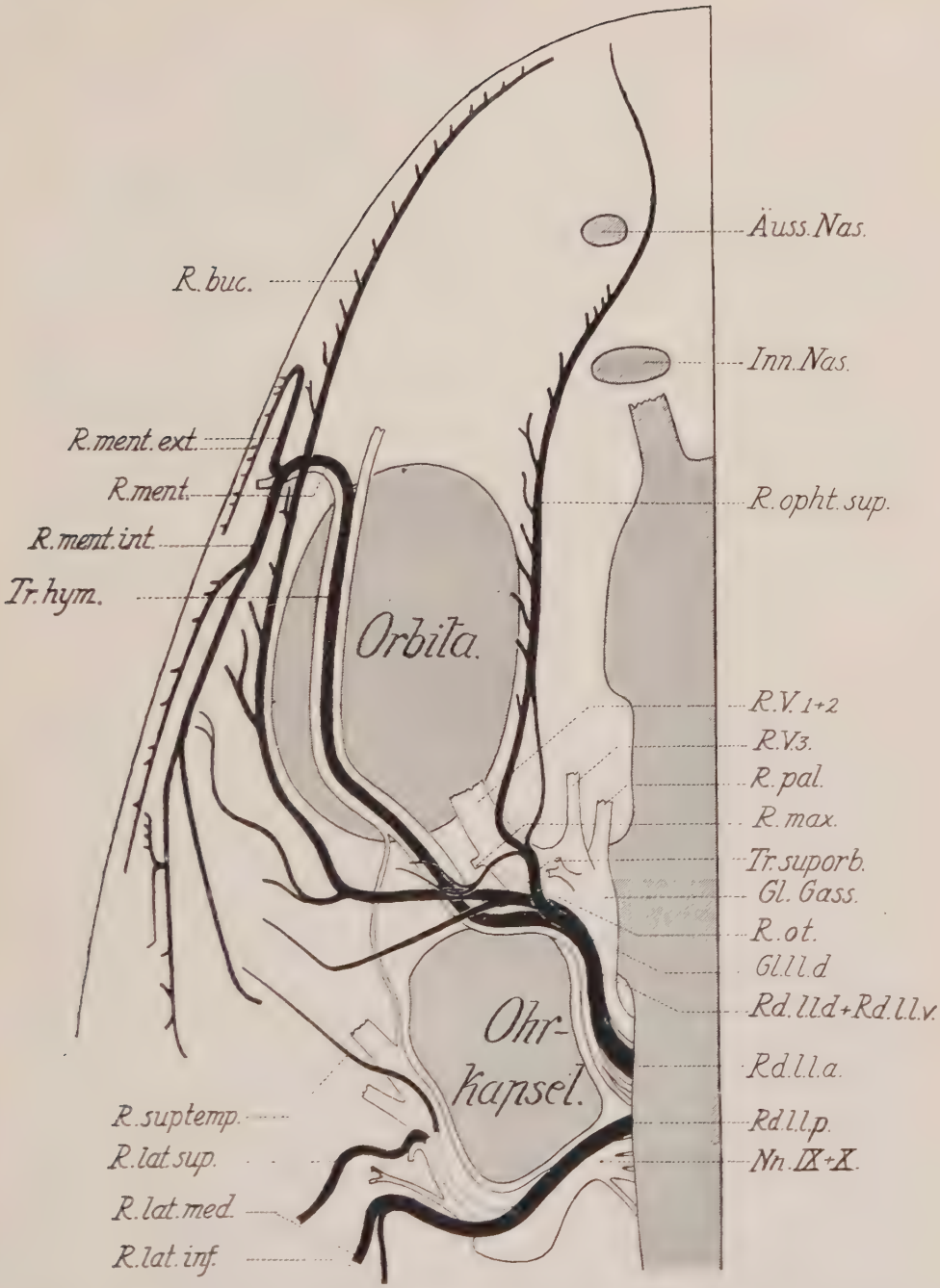

Fig. 19. *Rana.* Projektion der Seitenorgannerven auf eine Frontalebene. Dorsalansicht. Nach STRONG (142). Nomenklatur nach NORRIS (108). Vereinfacht, es sind nur die Nerven, welche Fasern der Spezial-Hautkomponente führen, eingetragen. Die Gehirnnerven sind mit römischen Zahlen bezeichnet. *Äuss. Nas., Inn. Nas.* = Äussere, innere Nasenöffnung. *Gl. Gass.* = Ganglion Gasseri. *R. pal.* = Ramus palatinus VII. *Tr. hym.* = Truncus hyomandibularis. Übrige Abkürzungen Seite 334.

Die Nerven des Seitenorgansystems der Anurenlarven lassen sich also, wie es nicht anders zu erwarten war, in gleicher Weise wie ihre Sinneslinien auf das für die Urodelen geltende Schema zurückführen.

D. DIE SEITENORGANNERVEN DER GYMNOPHIONEN.

Unsere Kenntnis von den Seitenorgannerven der Gymnophionen ist sehr bescheiden und ich füge die wenigen Angaben mehr der Vollständigkeit halber bei.

Wie bei den Urodelen sind die Wurzeln der Nn. V und VII getrennt und man kann deshalb aus jeder Abbildung des Gehirns mit Leichtigkeit erkennen, ob Seitenorgane vorhanden sind, indem man auf die zum Ganglion Gasseri ziehende Radix lineae lateralis dorsalis achtet.

Bei einer Reihe von Gattungen ist diese in der Tat vorhanden (69, 144).

MARCUS (90) hat die Entwicklung der Radix lineae lateralis dorsalis verfolgt. Sie verläuft ganz wie bei den Urodelen. Leider ist über die Radix ventralis und den Ramus mentalis nichts bekannt. Und merkwürdigerweise sind am Rumpf Rami laterales immer noch nicht sicher nachgewiesen.

Zusammenfassung des I. Teils.

Der I. Teil ist eine gedrängte Übersicht über das gesamte Seitenorgansystem der Amphibien. Er soll die Fragen, die im II. bis IV. Teil besprochen werden, ins richtige Licht rücken. Dementsprechend ist die Ausführlichkeit der Behandlung der verschiedenen Kapitel ungleichmässig. Was mir wichtig schien, wurde eingehend besprochen, anderes nur kurz berührt.

Es war die Hauptaufgabe dieses Teils, die grosse vergleichend-anatomische Bedeutung des Seitenorgansystems hervorzuheben, die sich in der auffallenden Einheitlichkeit innerhalb des Amphibienstammes, in der weitgehenden Vergleichbarkeit mit dem System der Fische und der mit den grundlegendsten Prozessen der Ontogenese des Kopfes eng verzahnten Entwicklung äussert. Die morphologische Katastrophe des plötzlichen Verschwindens eines solchen Grund-Organisationsmerkmales der Wirbeltiere beim Übergang zum Landleben wird dadurch ins richtige Licht gerückt.

Die Rückbildung der Nerven des Seitenorgansystems, die eigentlich in den III. Teil gehören würde, habe ich schon hier behandelt. Es wird festgestellt, dass sie eine scharf abgegrenzte Untergruppe des Nervensystems ohne Übergänge zu andern Nervkomponenten darstellen. Sie bilden mit den Seitenorganen das System der Spezial-Hautsensibilität. Dieses stellt eine untrennbare Einheit dar. Das Sinnesorgan kann nicht ohne seine Faserkomponente und diese nicht ohne das Sinnesorgan existieren. Wenn also beim Übergang zum Landleben die Seitenorgane schwinden, so bilden sich notwendigerweise auch ihre Nerven zurück, denn irgendeiner Neuanpassung oder Um-

bildung sind sie nicht fähig. Sie fehlen dementsprechend allen Landtieren vollständig.

Es sind in diesem I. Teil noch einige Fragen behandelt worden, die einen besonderen Hinweis verdienen.

Die Gesetzmässigkeiten in der Gruppenstellung der Amphibien-Seitenorgane sind in zusammenfassender Weise dargestellt worden.

Ich habe Bau und Entwicklung des Seitenorgansystems zu einem strengen Beweis dafür, dass die Amphibienlarven primäre Wassertiere sind, verwendet.

Und schliesslich habe ich einen Grundtypus der Anordnung der Sinneslinien aufgestellt. Er findet sich bei den Urodelen verwirklicht und ist nur unwesentlich von dem für die Fische geltenden Schema verschieden. Auf ihn lassen sich die Schädelrinnen der Stegocephalen und die Sinneslinien der Anuren zwanglos zurückführen. Es ist dadurch Ordnung in ein bisher stark vernachlässigtes Gebiet gebracht worden.

Diese Ableitung hat es auch ermöglicht, bei den Anurenlarven ein Homologon der Rami mentales internus und externus aufzufinden.

II. TEIL.

DIE SEITENORGANE DER AGLOSSEN ANUREN.

Die erwachsenen aglossen Anuren besitzen, entsprechend ihrer Lebensweise, wohlentwickelte Seitenorgane.

Diese waren bis jetzt nur von *Xenopus und Pseudohymenochirus* bekannt. Es ist mir gelungen, sie auch bei *Pipa* und *Hymenochirus* aufzufinden.

Ich gliedere die Beschreibung in zwei Teile:

1. Die topographische Verteilung der Seitenorgane.
2. Der histologische Bau der Seitenorgane.

Es wird immer zuerst *Hymenochirus* behandelt und mit dem Resultat das wenige, was von *Pseudohymenochirus* bekannt ist, verglichen. Anschliessend folgt die Besprechung von *Pipa* und *Xenopus*.

1. Abschnitt.

DIE TOPOGRAPHISCHE VERTEILUNG DER SEITENORGANE DER AGLOSSEN ANUREN.

A. HYMENOCHIRUS.

Nachdem ich bei *Pipa* Seitenorgane aufgefunden hatte, vermutete ich, dass sie auch bei *Hymenochirus,* dem einzigen Aglossen, wo sie nun noch

unbekannt waren, vorhanden seien. Im Frühjahr 1924 hatte ich dann das Glück, während eines Aufenthaltes in Wien dieses seltene Tier untersuchen zu können.

Material: *Hymenochirus Boettgeri* Blgr. 9 Stück. Länge 22—35 mm.

Die Figuren der topographischen Verteilung (die Skizzen, die ihnen zugrunde liegen, fertigte ich alle im Wiener naturhistorischen Museum an) stammen vom kleinsten Exemplar, 22 mm, bei dem sich infolge günstiger Pigmentierung die Seitenorgane besonders deutlich abhoben. Ich habe aber festgestellt, dass sie sich auch bei den grössern Tieren genau gleich verhalten.

Ich gehe bei der Beschreibung der Sinneslinien von Hymenochirus so vor, dass ich eine nach der andern mit dem Grundtypus, wie er in Fig. 10 dargestellt ist, vergleiche und nur die Abweichungen von diesem Schema näher behandle.

Die Supraorbitallinie (Fig. 20) zeigt in ihrem proximalen Abschnitt nichts Besonderes. Sie weicht aber dadurch von dem allgemeinen Schema ab, dass sie sich nicht bis zwischen die Nasenöffnungen erstreckt, sondern nach innen und hinten umbiegt, um dort auf der Höhe einer Linie, die den Vorderrand der Augen verbindet, zu enden. Ob dieser umgebogene Teil der Linie dem zwischen den Nasenöffnungen liegenden anderer Amphibien, der also bei den Aglossen eine Verschiebung erfahren hätte, homolog ist, oder ob er neu erworben wurde, während der vorderste Teil der Linie schwand, wage ich nicht zu entscheiden. Für letzteres spricht die Anwesenheit einiger vorgeschobener Organe, die den Rest einer solchen Zwischennasenlinie darstellen könnten, an der Umbiegungsstelle der Supraorbitallinie.

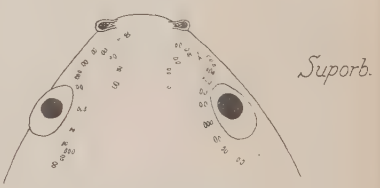

Fig. 20. *Hymenochirus*. Dorsalansicht des Kopfes mit Supraorbitallinie.

Die Linie besteht in der Hauptsache aus einer einzigen Reihe von Gruppen, die sich die Breitseiten zukehren.

Die Infraorbitallinie (Fig. 21) zeigt nichts Besonderes.

Proximal ist sie in zwei parallele Reihen mit senkrechter Stellung der Gruppen zueinander aufgespalten, distal besteht sie nur aus Einzelorganen.

Die hyomandibularen Linien (Fig. 21—22) bestehen deutlich aus einer einzigen Reihe quergestellter Gruppen.

Postorbital- und Jugularlinie verhalten sich typisch.

Eine Angularlinie ist schwach entwickelt. Sie wird durch eine einzige, zwischen Mundwinkel und Auge gelegene Gruppe angedeutet.

An der Gularlinie fällt eine Unterbrechung des Gruppenzuges in seiner Mitte, die bei allen untersuchten Tieren vorhanden war, auf.

Eine Orallinie habe ich nicht sicher feststellen können. Sie muss entweder unter der Hautfalte, die den Unterkiefer von *Hymenochirus* (und *Pseudohymenochirus*) umsäumt, oder unmittelbar am Rand der Mundspalte

liegen. Diese beiden Gebiete sind pigmentlos und ein Erkennen der Organe deshalb fast ausgeschlossen.

Die obere und mittlere Seitenlinie (Fig. 23 Fig. 33). Die körnig rauhe Haut von *Hymenochirus* bildet am Rumpf jederseits zwei Längswülste. Im obern Längswulst liegen die obere und mittlere Seitenlinie, die dem allgemeinen Schema entsprechen. Sie ziehen, dicht beisammenliegend, zur Afteröffnung, die auf einem Vorsprung liegt, der einen Schwanzstummel vortäuschen könnte. Beide Linien setzen sich auf diesen Auswuchs fort, ja, ihre Organe stehen nirgends so dicht und zahlreich wie dort.

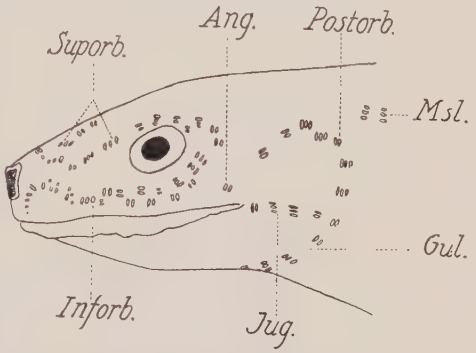

Fig. 21. *Hymenochirus*. Sinneslinien des Kopfes. Lateralansicht.

Jede Linie besteht aus einem einzigen Gruppenzug. Die Gruppen kehren sich in der obern Linie die Schmalseiten, in der mittlern die Breitseiten zu und stehen senkrecht aufeinander, ganz wie es für Anuren und Amblystomatinen Gesetz ist.

Die untere Seitenlinie (Fig. 22) liegt im untern Seitenwulst. In der Höhe des Vorderendes der Oberschenkelansatzstelle nähern sich die beiderseitigen Linien stark, treten darauf nochmals auseinander und konvergieren dann endgültig zur Afteröffnung.

Die Linie besteht aus einem einzigen Gruppenzug. Die Grösse ihrer Organe nimmt von vorn nach hinten eher zu.

Die accessorische Seitenlinie (Fig. 23). Auf der Höhe der Vorderbeine, medial von der obern Seitenlinie, findet sich jederseits ein weiterer Zug von Organen. Die Linie ist kurz, sie besteht aus vier bis fünf Gruppen. Sie ist von allen benachbarten Organen scharf getrennt. Ihre Gruppen sind wie die der obern Seitenlinie gestellt.

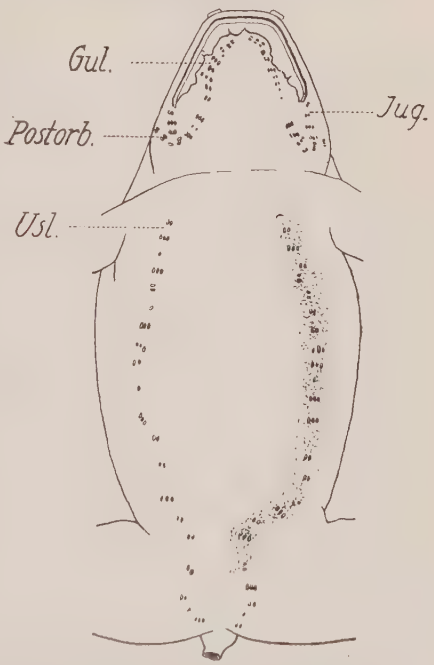

Fig. 22. *Hymenochirus*. Sinneslinien der Ventralseite. Rechts ist durch Punktierung die Lage des untern Seitenwulstes angegeben.

Es fragt sich, ob diese Linie bei andern Amphibien ein Homologon besitzt. Man kann sie vielleicht mit der Occipitalgruppe der Urodelen vergleichen, die z. B. bei *Pleurodeles* (Fig. 3) eine ganz ähnliche Fortsetzung

nach hinten aufweist. Damit wäre dann der letzte Unterschied in der Ausbildung der Sinneslinien bei Urodelen und Anuren, der darin besteht, dass letztern occipitale Seitenorgane fehlen sollen, beseitigt.

Mag diese Homologie auch recht wahrscheinlich sein, so habe ich der Linie doch vorsichtshalber einen eigenen Namen gegeben.

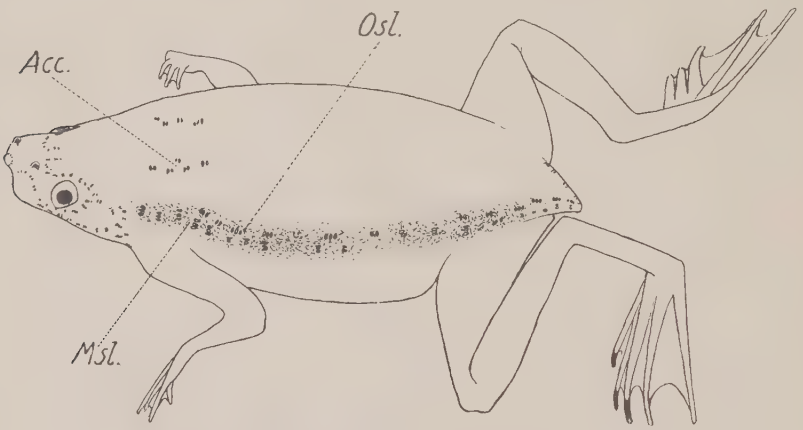

Fig. 23. *Hymenochirus.* Ansicht von lateral und dorsal. Durch Punktierung ist die Lage des obern Seitenwulstes angegeben.

Die Sinneslinien von *Hymenochirus* lassen sich also bis in Einzelheiten auf den allgemeinen Grundtypus zurückführen.

Daneben zeigen sie charakteristische Anurenmerkmale, z. B. in den Gesetzmässigkeiten der Gruppenstellung der Rumpfseitenlinien.

Und schliesslich besitzen sie die Eigentümlichkeiten der Sinneslinien der Aglossen (Umbiegung der Supraorbitallinie auf der Stirn, Linea accessoria).

Infolgedessen liefert *Hymenochirus* den Grundtypus für die Verteilung der Sinneslinien der Aglossen, der bei der Besprechung ihrer Seitenorgane zuerst behandelt werden muss. Mit ihm sind alle andern zu vergleichen.

B. PSEUDOHYMENOCHIRUS.

Chabanaud hat 1920 in einer vorläufigen Mitteilung und 1922 etwas eingehender (20) eine neue Gattung und Art der Aglossen, *Pseudohymenochirus Merlini* Chab. beschrieben. Es ist von diesem Tier nur ein einziges, aus West-Afrika stammendes Exemplar bekannt.

Pseudohymenochirus besitzt Seitenorgane. Leider hat Chabanaud aber ihre Verteilung nicht beschrieben. Immerhin ist den beigegebenen Figuren mancherlei zu entnehmen. Die Gruppen (die aus zwei Organen bestehen) werden auf ihnen als kleine Kreise dargestellt, die Gruppenstellung in bezug auf die Sinneslinien ist deshalb nicht zu erkennen.

Die Supraorbitallinie liegt wie bei *Hymenochirus,* doch fehlt ihr der distale, nach hinten umgebogene Teil.

Die Infraorbitallinie fehlt.

Die hyomandibularen Linien: Es sind zerstreut angeordnete Gruppen vorhanden, die einer Postorbitallinie entsprechen könnten. Deutlich ist die Gularlinie, auf der einen Seite besitzt sie einen Unterbruch wie bei *Hymenochirus.* Die andern Linien des Systems fehlen.

An Stelle der obern und mittlern Seitenlinie ist eine einzige Reihe eingetragen. CHABANAUD hat offenbar, da er die Gruppenstellung nicht berücksichtigte, die beiden Linien nicht auseinandergehalten.

Die untere Seitenlinie und die Linea accessoria verlaufen wie bei Hymenochirus.

CHABANAUD hat zwar auf die Anwesenheit der Organe grosses Gewicht gelegt, ihrer Verteilung aber kein weiteres Interesse entgegengebracht. Man darf deshalb den aus seinen Figuren hervorgehenden negativen Abweichungen von den Verhältnissen bei *Hymenochirus* kein grosses Gewicht beilegen. Positive Unterschiede existieren nicht, im Gegenteil erinnern gewisse Einzelheiten, z. B. im Gruppenbau und im Verlauf der Gularlinie, überraschend an diesen.

Es fragt sich, ob die generische Trennung von *Hymenochirus* und *Pseudohymenochirus* noch aufrecht erhalten werden kann, da der Mangel oder Besitz von Seitenorganen als Merkmal jetzt wegfällt. Die Gattungen unterscheiden sich nur noch durch die stärkere oder schwächere Ausbildung der Augenlider.

C. PIPA.

Es ist merkwürdig, dass bei der erwachsenen *Pipa* die Seitenorgane bis jetzt nicht erkannt worden sind, denn das Integument dieser Gattung ist im Zusammenhang mit der Frage nach der Entstehung der Rückenwaben oft untersucht worden. Natürlich hat man die auffallende Linienanordnung der die Seitenorgane begleitenden Hautstachel längst bemerkt. Auch die Seitenorgane selbst wurden gesehen, aber man hielt sie für Drüsen.

So sind auf einer grossen Figur von KLINCKOWSTRÖM (70) die Sinneslinien ziemlich genau eingetragen. Sie werden als „Drüsenknötchen", die auf ihrer Oberseite „1—4 ovale Giftdrüsenöffnungen" tragen, beschrieben.

PHISALIX (116) spricht ebenfalls von „lignes glandulaires".

MÜLLER (98) beschreibt die „Drüsenreihen", ferner die grossen Mitteltuberkel der Gruppen in der Augengegend, die Gruppen des Oberkiefers und in mehreren Reihen angeordnete Tuberkel des Unterkiefers.

MALBRANC (89) untersuchte *Pipa*-Larven von 2,5 cm Länge mit schon sichtbaren Hinterbeinen und entdeckte bei ihnen Seitenorgane. Er beschreibt ihre Verteilung kurz und ohne Beigabe von Figuren.

Die Gehirnnerven von *Pipa* sind mehrfach untersucht worden (3, 37, 53), doch einzig den Angaben FISCHERS (37) ist Brauchbares über die Seitennerven zu entnehmen. Er beschreibt den Ramus mentalis externus und internus des Unterkiefers und ferner einen Nervus lateralis. Schon damals, im Jahr 1843, 20 Jahre vor der Entdeckung der Amphibien-Seitenorgane, machte dieser ausgezeichnete Forscher auf das Einzigartige dieses Vorkommens bei einem erwachsenen Anuren aufmerksam.

Seine Angaben sind später mehrfach bestätigt worden (15, 89, 140), scheinen dann aber in Vergessenheit geraten zu sein.

Die Angaben FISCHERS (37) über die Seitennerven von *Pipa* und die Tatsache, dass die verwandte Gattung *Xenopus* zeitlebens Seitenorgane besitzt, brachten mich auf den Gedanken, bei *Pipa* nach solchen zu suchen. Ich fand sie denn auch auf den ersten Blick an einem Schaupräparat der zoologischen Sammlung der Universität Zürich.

Material: Alle untersuchten Tiere gehörten der gemeinsten Art, *Pipa americana* Laur., an. Es stand mir eine erwachsene *Pipa* (Fig. 24) mit fertig entwickelten Jungen in den Rückenwaben zur Verfügung. Der Erhaltungszustand war leider recht mangelhaft.

In Wien konnte ich eine grosse Zahl erwachsener *Pipa*-Kröten und junge, aber schon freilebende Tiere untersuchen (Fig. 27—28). Einige der letztern wurden mir geschenkt. Ich konnte sie zu Hause mit bessern Hilfsmitteln untersuchen (Fig. 25—26).

Bau einer Seitenorgangruppe des erwachsenen Tieres (Fig. 24). Die ganze Epidermis von *Pipa* ist dicht mit Wärzchen und Stacheln besetzt, die an manchen Stellen ganz fein, an andern wieder von bedeutender Grösse sind. Von diesen unterscheiden sich die zu den Seitenorganen gehörigen Stacheln durch eine absolut und im Verhältnis zur Basis viel grössere Länge. Sie sind spitz kegelförmig und stecken fast immer schief in der Epidermis. Die Stacheln einer Gruppe stehen immer in einer Reihe, wobei der Mittelstachel der grösste ist und die seitlichen allmählich kleiner werden. Zwischen je zwei Stacheln liegt ein Sinnesorgan, das bei äusserlicher Betrachtung als ovaler, weisser Fleck erscheint, dessen längere Achse quer zur Verbindungslinie der Stacheln steht.

Die einzelnen Gruppen bestehen meist aus einer geraden Zahl von Seitenorganen und einer ungeraden, um eins höhern von Stacheln, im einfachsten Fall (Fig. 24) also aus zwei Seitenorganen und drei Stacheln.

Der Mittelstachel teilt die Gruppe in zwei symmetrische Hälften. Er ist in der Regel etwa 1 mm lang, die seitlichen sind entsprechend kleiner. Die lineare Ausdehnung der Gruppe beträgt 2—5 mm. Die Zahl der Sinnesorgane schwankt von 2 bis etwa 6.

Eine besondere Entwicklung erfahren die Gruppen in der Umgebung des Auges, besonders an dessen Hinterrand. Der Mittelstachel kann dort mehrere Millimeter lang werden. An seiner Basis angeschmiegt sitzen dann, kaum mehr zu erkennen, die Sinnesorgane. Das ganze Gebilde erinnert an eine Tastborste und auch die histologische Untersuchung scheint Anhaltspunkte für eine solche Deutung zu geben.

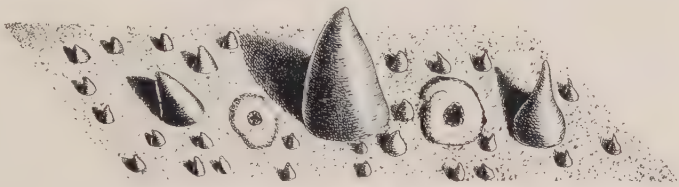

Fig. 24. *Pipa.* Seitenorgangruppe stark vergrössert. Man sieht die von einem hellen Hof umgebenen Poren, die zu den Seitenorganen führen, die grossen Dornen zwischen diesen und an beiden Enden der Gruppe und die kleinen Höckerchen der gewöhnlichen Epidermis. (I. E. MEYER gez.)

Ich beschreibe die topographische Anordnung der Sinneslinien von *Pipa* an Hand von Figuren, die von jungen Tieren stammen (Fig. 25—28). Ich habe mich aber überzeugt, dass sich die Erwachsenen, was Lage und Anzahl der Gruppen anbetrifft, gleich verhalten.

Die Supraorbitallinie (Fig. 25) gleicht der von *Hymenochirus,* ist aber in mehrere Parallelzüge aufgespalten. Besonders ihr distales Ende verbreitert sich garbenförmig.

Bei *Hymenochirus* umzieht die Supraorbitallinie den obern Augenrand, ohne ihn zu berühren, bei *Pipa* liegt sie ihm innig an. Wo ihr postorbitaler Abschnitt das Auge erreicht, stehen die schon erwähnten, enormen Mittelstachel. Rostralwärts nehmen diese nach und nach an Grösse ab und erreichen am vordern Augenrand wieder normale Dimensionen.

Die Infraorbitallinie (Fig. 25—27) legt sich dem Auge von unten an, wie es die Supraorbitallinie von oben tut. So entsteht ein das ganze Auge umziehender Ring von Seitenorganen. Auf der Unterseite der Schnauze besteht die Linie auch beim Erwachsenen noch aus Einzelorganen.

Die hyomandibularen Linien (Fig. 25—28). Die Gegend des Kopfes von *Pipa,* in der die Postorbital-, Jugular- und Angularlinie liegen müssen, zeigt eigentümliche Verhältnisse. Da der riesige Mund weit nach hinten geschlitzt, der Kopf aber stark verkürzt ist, so wird der Zwischenraum zwischen Mundwinkel und Vorderbein auffallend kurz. An jenem liegt ausserdem noch ein gezackter Hautlappen, der eine weitere Störung der Linien bewirken muss. Diese lassen sich deshalb nicht mit voller Sicherheit voneinander abgrenzen.

Vom Hinterrand des Auges zieht eine deutliche, schön geschwungene Linie nach hinten und unten und endet etwas vor dem Ansatz des Vorder-

beines. Dorsal von ihr liegen nie Seitenorgane, aber zwischen ihr, Mundwinkel und Vorderbein wimmelt es von Gruppen, die, soweit sich eine Gesetzmässigkeit erkennen lässt, senkrecht auf der oben beschriebenen stehen. Besonders der gezackte Hautlappen ist auf seiner Oberseite (auf der Unterseite scheint er organlos zu sein) dicht mit Seitenorganen bedeckt.

Die dorsale Begrenzung dieses Systems und ein Teil der auf ihr senkrecht stehenden Gruppen bilden die Postorbitallinie.

Ein kurzer Gruppenzug verbindet diese mit dem gezähnten Hautlappen und dem Mundwinkel. Es muss die Jugularlinie sein.

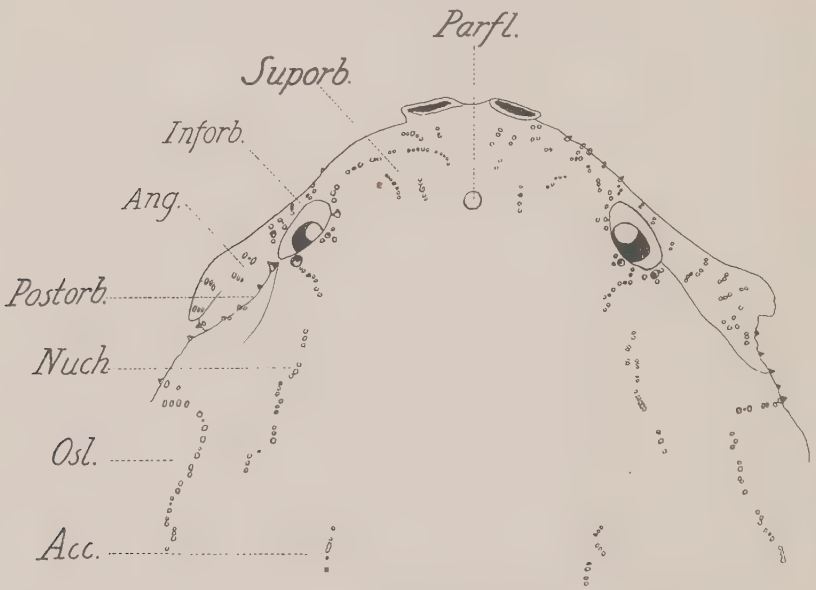

Fig. 25. *Pipa* juv. Sinneslinien des Kopfes. Dorsalansicht.

Die übrigen Gruppen bilden eine Verbindung zwischen Mundwinkel und Infraorbitallinie und entsprechen darin einer Linea angularis. Zu ihr gehören auch die Organe des gezähnten Hautlappens.

Der Unterkiefer zeigt klarere Verhältnisse. Mindestens vier parallele Gruppenzüge streben hier der Mediane zu. Der am weitesten rostral gelegene bildet die Orallinie, die folgenden die Gularlinie und der letzte stellt wohl eine Kehl-Querkommissur, wie sie manche Urodelen (Fig. 5) besitzen, dar.

Die Abweichungen und Besonderheiten des hyomandibularen Systems von *Pipa* sind hauptsächlich durch die grosse Anzahl von Gruppen und die dadurch bedingte Verbreiterung aller Linien verursacht. Abgesehen davon verhält es sich ganz urodelenartig ursprünglich, z. B. durch das Vorhandensein einer deutlichen Oral- und Gularlinie.

Die Nuchallinie (Fig. 25; Fig. 27) entspringt nahe dem Hinterrand des Auges, vom Ursprung der Supraorbitallinie durch einen kurzen,

aber deutlichen Zwischenraum getrennt. Sie endet im Niveau der Linea accessoria. Ihre Lage variiert auffallend. Bald zieht sie mehr lateralwärts, so dass sie mit dem Anfang der obern Seitenlinie zusammenstösst, bald mehr medialwärts, so dass sie sich in die Linea accessoria fortzusetzen scheint.

Kein anderes Amphibium besitzt eine solche Linie. Ihrer Lage nach könnte sie noch am ehesten der Occipitallinie der Urodelen entsprechen. Aber ihre mangelhafte Lokalisation zeigt, dass sie in ihrer jetzigen starken Ausbildung eine Neuerwerbung ist, im Zusammenhang mit der unerhört starken Ausbildung der Seitenorgane von *Pipa* überhaupt.

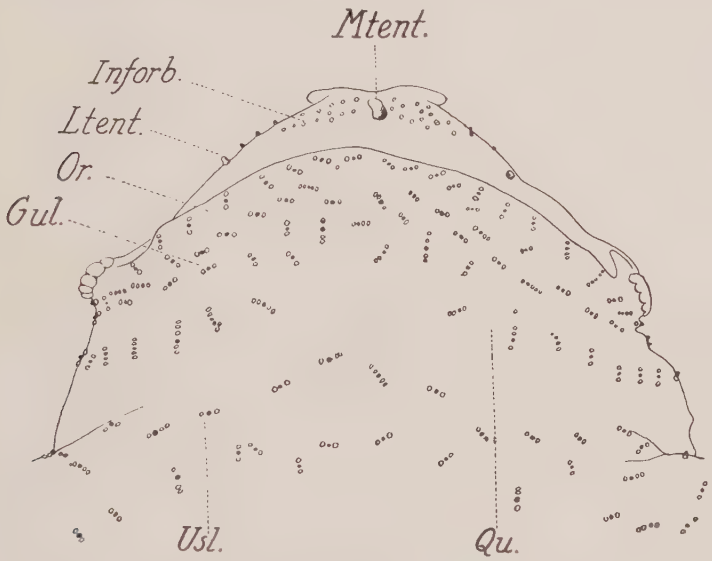

Fig. 26. *Pipa* juv. Sinneslinien des Kopfes. Ventralansicht.

Die Linea accessoria (Fig. 25; Fig. 27) verhält sich nach Lage und Gruppenstellung wie bei *Hymenochirus*. Sie erstreckt sich aber caudalwärts bis in die Nähe der Afteröffnung. Interessant ist, dass sie sich auch beim trächtigen Weibchen erhält, wo sie auf den schmalen, die Waben trennenden Hautbrücken deutlich erkennbar bleibt.

Die obere Seitenlinie (Fig. 27) ist die auffälligste Sinneslinie von *Pipa*, da ihre längsgestellten, grossen Gruppen einen ununterbrochenen Zug von Organen bilden, der sich bis zum After erstreckt. Sie begrenzt seitlich den wabentragenden Hautbezirk, der, wenn die Waben mit Jungen besetzt sind, nach beiden Seiten über die Seitenlinie quillt, so dass diese von der Oberfläche verschwindet und in eine Art Kanal versenkt wird.

Die mittlere Seitenlinie (Fig. 27—28) seigt eine unerhört starke Ausbildung, wie sie unter allen seitenorgantragenden Tieren einzig dasteht. Nur dort, wo sie über den Ansatz von Arm und Bein wegzieht, besteht sie aus Platzmangel noch mehr oder weniger aus einer einzigen Reihe

quergestellter Organe wie bei *Hymenochirus*. Sonst wird ihr Gebiet nur durch die obere und untere Seitenlinie begrenzt. Dazwischen füllt sie den ganzen Raum mit einer Unzahl von Gruppen, die bestenfalls noch ihre ursprüngliche Querstellung beibehalten haben.

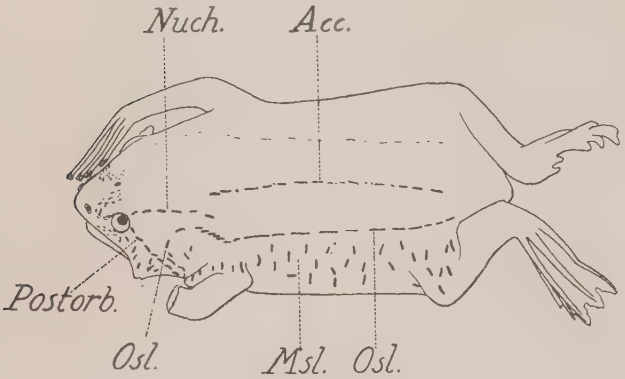

Fig. 27. *Pipa* juv. Ansicht von lateral und dorsal. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen.

Die Organe treten sogar auf Arm und Bein über, wo sie bis zu Ellbogen und Kniegelenk gelangen. Auf der Unterseite des Oberschenkels zieht eine mächtig entwickelte Linie zur Afteröffnung. Ein Neuerwerb von *Pipa*, ist sie dennoch stärker als alle andern ausgebildet.

Die untere Seitenlinie (Fig. 28). Auf der Ventralseite liegt eine Linie, die, was Gruppenstellung und Verlauf anbetrifft, der untern Seitenlinie von *Hymenochirus* entspricht. Nur ist sie auffällig arm an Organen und es fragt sich, ob ihr nicht die etwas weiter lateral gelegenen Gruppen ebenfalls angehören.

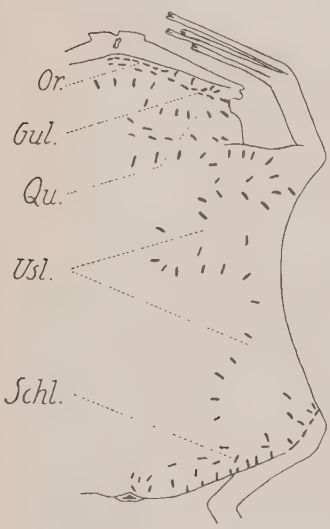

Fig. 28. *Pipa* juv. Ventralansicht. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen.

Ein Gebiet, wo jede Deutung der Linien versagt, ist die Ventralseite in der Gegend der Vorderbeine. Dort liegen verschiedene Querkommissuren und sonderbar in Schlingen und Windungen gepresste Gruppenzüge.

Das Hauptmerkmal des Seitenorgansystems von *Pipa* ist seine unerhört starke Ausbildung. Alle Linien spalten sich in Parallelzüge auf oder verbreitern sich auf andere Weise. Ausserdem entstehen ganz neue Gruppenzüge, wie die Nuchallinie und die Doppelreihe des Oberschenkels. So entstehen oft recht schwer zu deutende Verhältnisse, die aber dennoch die weitgehende Vergleichbarkeit der Anordnung der Sinneslinien mit denen von *Hymenochirus* und ihr ursprüngliches Verhalten überhaupt nicht zu verwischen vermögen.

D. XENOPUS.

Von den Seitenorganen der *Xenopus*-Larve ist nichts bekannt. Nur in einer Figur von Bles (4) sind sie schwach angedeutet. Ich habe an zahlreichen Larven ohne Erfolg versucht, die Lage der Seitenorgane festzustellen, denn die Beschaffenheit der Epidermis ist derart, dass sie sich nicht abheben.

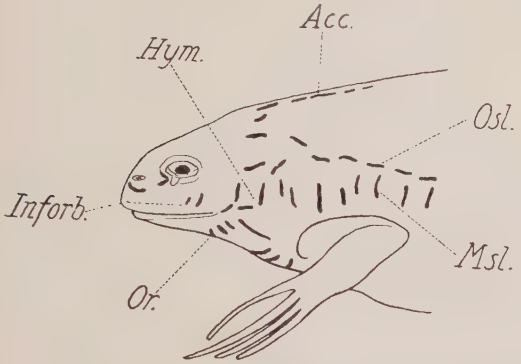

Fig. 29. *Xenopus*. Sinneslinien des Kopfes. Lateralansicht. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen.

Fig. 30. *Xenopus*. Die das Auge umkränzenden Seitenorgangruppen (als schwarze Striche angegeben).

Die von Maurer (92) entdeckten Seitenorgane des erwachsenen Tieres sind schon oft (z. B. 52, 92, 104), aber mit wenig Verständnis für die hier interessierenden Fragen, abgebildet worden.

Ich benützte deshalb gerne die Gelegenheit, in Wien eine grössere Zahl von *Xenopus* Wagl. verschiedener Arten untersuchen zu können.

Bei *Xenopus* ist die Einzelgruppe auf Kosten der Gruppenzahl enorm vergrössert. Deshalb gelingt es dort, wo mehrere Linien einander genähert sind, oft nicht mehr, diese voneinander zu unterscheiden oder die Zugehörigkeit der Gruppen zu bestimmen.

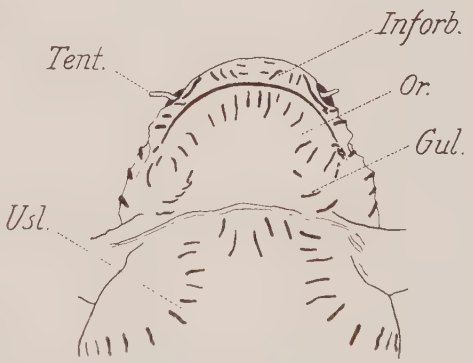

Fig. 31. *Xenopus*. Sinneslinien des Kopfes. Ventralansicht. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen.

Die Gruppen heben sich als längliche, weisse Streifen von der glatten, pigmentierten Oberfläche ab. (In der Literatur werden sie meist höchst unglücklich „Schleimkanäle" genannt.) Mit der Lupe kann man in den Streifen die Vertiefungen, die zu den Seitenorganen führen, erkennen. Man findet selten weniger als vier, meist etwa sechs Organe pro Gruppe.

Die Supraorbitallinie (Fig. 29—30; Fig. 32) zeigt ein stark abgeleitetes Verhalten. Nur die das Auge umziehenden (Fig. 30) und einige wenige, auf der Stirn zu beiden Seiten des Parietalflecks gelegene Organe (Fig. 32) haben sich erhalten. Doch ist dieser Zustand bei *Pipa* schon deutlich vorgebildet.

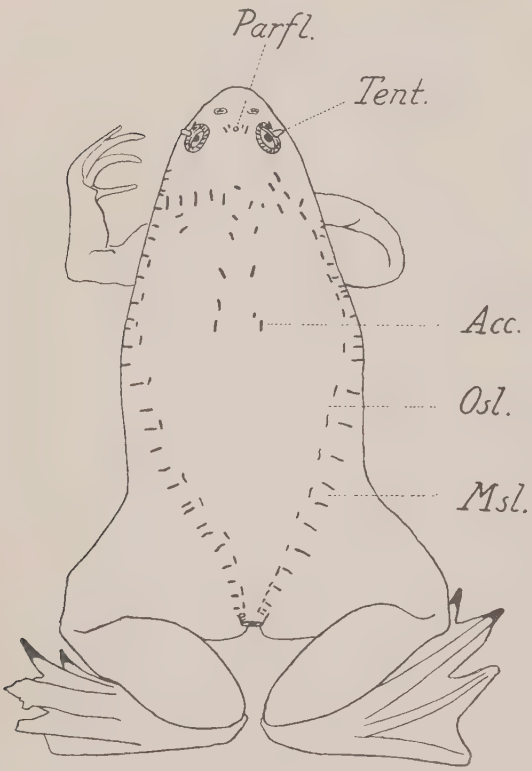

Fig. 32. *Xenopus*. Dorsalansicht. Supraorbitallinie und Sinneslinien des Rumpfes. Die schwarzen Striche sind Seitenorgangruppen.

Die Infraorbitallinie (Fig. 29; Fig. 31) versieht die Oberlippe in gewohnter Weise mit Organen.

Die hyomandibularen Linien (Fig. 29; Fig. 31) lassen sich aus den angeführten Gründen an den Kopfseiten hinter Auge und Mundwinkel nicht voneinander unterscheiden. Hingegen ist auf dem Unterkiefer in gewohnter Weise eine Oral- und Gularlinie vorhanden.

Die accessorische Seitenlinie (Fig. 29; Fig. 32) ist stärker als bei *Hymenochirus* und schwächer als bei *Pipa* entwickelt. Sie entsteht vorn aus zerstreuten Gruppen von Seitenorganen, die offenbar einer Occipitallinie entsprechen. Dadurch wird die Auffassung der accessorischen Linie als eine caudalwärts verlängerte Occipitallinie recht wahrscheinlich.

Die drei Rumpfseitenlinien (Fig. 31—32) zeigen überraschend schön die für Anuren geltenden Gesetzmässigkeiten der Gruppenstellung. Durch ihre Einreihigkeit nähern sie sich den Linien von *Hymenochirus*.

Infolge der Grösse der Einzelgruppe und der geringen Gruppenzahl sind manche Sinneslinien von *Xenopus* kaum mehr zu erkennen. Aber dadurch, dass sich bei *Hymenochirus* und *Pipa* in manchem Vorstufen der extremen Zustände von *Xenopus* finden (z. B. Supraorbitallinie von *Pipa*), ist eine Zurückführung auf den Grundtypus dennoch möglich.

2. Abschnitt.

DER HISTOLOGISCHE BAU DER SEITENORGANE DER AGLOSSEN ANUREN.

A. HYMENOCHIRUS.

Material: *Hymenochirus Boettgeri* Blgr. 31 mm. Hautstückchen mit drei Seitenorgangruppen der Gularlinie.

Der ganze Körper von *Hymenochirus* ist von kleinen, auf ihrem Gipfel pigmentarmen Höckerchen rauh. Diese werden an folgenden Körperstellen grösser: a) auf den Hinterbeinen; b) im Gebiet der Rumpfseitenlinie (Fig. 22—23; Fig. 33). Sie bilden hier eine Art von Wulst für die obere und mittlere Seitenlinie einerseits, die untere Seitenlinie anderseits. Doch erstrecken sich diese Wülste nicht über die ganze Länge der betreffenden Linien. Besonders im untern Seitenwulst ist eine Gesetzmässigkeit in der Anordnung der Tuberkel angedeutet, indem diese in zwei Reihen stehen, zwischen denen die Reihe der Seitenorgane liegt, die nur mit ganz kleinen Höckerchen untermengt ist.

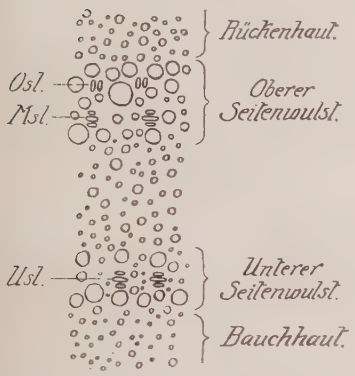

Fig. 33. *Hymenochirus.* Hautrelief zwischen den Vorder- und Hinterbeinen. Die grossen und kleinen Kreise sind Hautwarzen, die in Gruppen angeordneten Ovale Seitenorgane.

Die Färbung des Körpers ist düster graubraun. Von ihr heben sich die Seitenorgane als mattweisse, ovale Felder ab. Die einzelnen Organe einer Gruppe sind durch ganz schmale Streifen normal pigmentierter Epidermis getrennt. Sie sind äusserst klein, mit unbewaffnetem Auge kaum zu erkennen. Ihr Längsdurchmesser beträgt etwa $^1/_{10}$ mm, der Querdurchmesser $^1/_{20}$ mm.

Längsschnitt einer Gruppe, Querschnitt des Seitenorgans (Fig. 34).

Auf dem Längsschnitt ist jede Gruppe in einem tiefen Tal gelegen, da sich die Epidermis rechts und links hoch emporwulstet. Der Durchmesser dieser Täler entspricht dem kleinern Durchmesser des äusserlich sichtbaren, weissen Ovals.

Die die Organe flankierenden Wälle zeigen die Pigmentierung der normalen Haut. Sie besitzen eine oft äusserst schlanke Coriumpapille und an ihrer Spitze ein Höckerchen, gebildet durch eine Verdickung der Häutungsschicht, wie man sie bei andern Anuren, z. B. *Bombinator,* oft findet.

Die Wälle, die beiderseits von Organen begrenzt sind, besitzen steile, fast senkrechte Wände, diejenigen, die nur auf einer Seite ein Organ berühren, sind hier senkrecht oder überhängend, während die andere Seite sanft zum Niveau der Epidermis abfällt.

Auch der beschriebene Talboden liegt im Niveau der Epidermis. Er trägt in seiner Mitte einen Porus, der schon bei Oberflächenbetrachtung des Organs mit etwa 50facher Vergrösserung erkennbar ist und durch den man zum Seitenorgan gelangt.

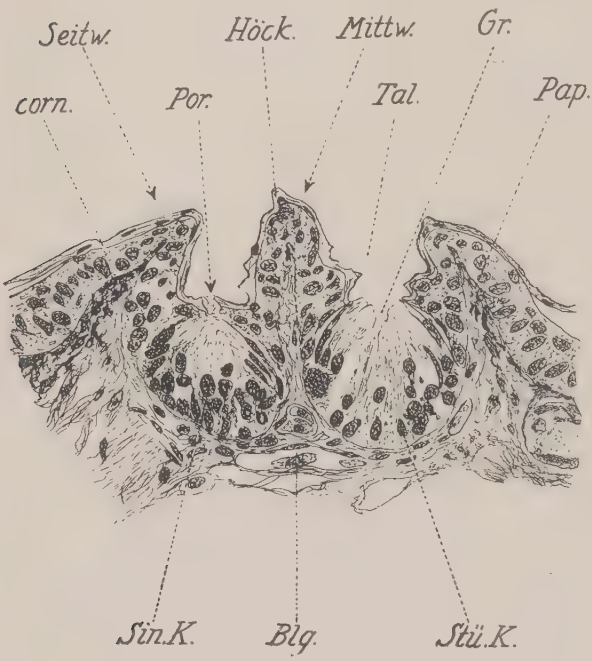

Fig. 34. *Hymenochirus*. Längsschnitt einer Seitenorgangruppe. Färb.: Hämatox.-Eosin. Vergr. 400 mal.

Dieses zeigt einen Bau, wie er sich ähnlich bei Tritonen zur Zeit des Landaufenthaltes findet. Es besitzt eine tiefe Lage von Kernen der Stütz- und eine hohe von Kernen der Sinneszellen. Die Gipfel der Stützzellen ragen allseitig höher empor als die der Sinneszellen und dadurch kommen letztere mit ihren Sinneshaaren (die in meinen Präparaten nicht erhalten sind) in den Grund einer Grube zu liegen.

Über dieser liegt eine weitere, deren Wände durch über dem Organ irisblendenartig zusammenschliessende Zellen der gewöhnlichen Epidermis gebildet werden und deren Öffnung nach aussen der schon beschriebene Porus im Grunde des Tales ist.

Längsschnitt eines Seitenorgans, Querschnitt der Gruppe (Fig. 35).

Auf dem Längsschnitt sucht man vergeblich nach den in den Querschnitten vorhandenen Wällen und Tälern. Die über dem Seitenorgan liegende Epidermis bildet beiderseits des Porus nur einen leicht gehobenen Wulst und senkt sich dann sanft trichterförmig gegen jene hin.

Der von den gewöhnlichen Epidermiszellen gebildete Porus und die durch die Stützzellen begrenzte Grube auf dem Gipfel des Seitenorgans verhalten sich genau wie auf dem Querschnitt. Das Sinnesorgan, das im Querschnitt kreisrund war, ist hier lang oval, zeigt aber sonst die gleichen Verhältnisse.

Ein ganz anderes Bild ergibt sich, wenn man den Querschnitt einer Gruppe zwischen zwei Organen oder unmittelbar ausserhalb des letzten Organs betrachtet. Dann erhebt sich eine halbkreisförmige Falte steil aus

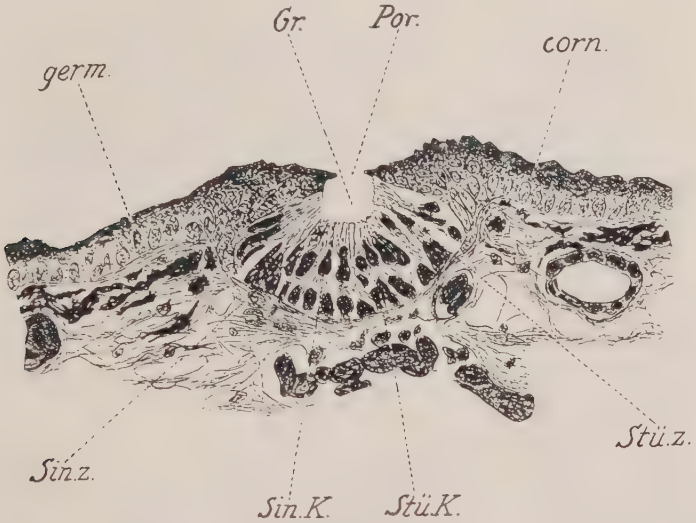

Fig. 35. *Hymenochirus*. Längsschnitt eines Seitenorgans, Querschnitt der Gruppe. Färb.: Eisenhämatox.-Lichtgrün. Vergr. ca. 300 mal.

dem Niveau der Epidermis. Ihre Länge entspricht dem Längsdurchmesser der Sinnesorgane. Es ist der Längsschnitt der oben auf dem Querschnitt beschriebenen Wälle.

Beschreibung der Gesamtform einer Gruppe (Fig. 36).

Durch Kombination der Bilder von Längs-, Quer- und Tangentialschnitten mit der Oberflächenansicht bildete ich mir eine Vorstellung vom Gesamtbau einer Gruppe. Ich stellte ein Modell her, das in Fig. 36 abgebildet ist.

Jede Gruppe besteht aus einer Reihe von Sinnesorganen, die so angeordnet sind, dass ihre Längsachsen senkrecht zur Längsachse der ganzen Gruppe stehen.

Jedes Organ öffnet sich durch einen kreisrunden Porus nach aussen, der, weder versenkt noch erhöht, im Niveau der Epidermis liegt. Er führt in einen durch die Epidermiszellen gebildeten Kanal und dieser in eine von den Stützzellen umgebene Grube, in deren Grund die Spitzen der Sinneszellen liegen. Insoweit entspricht die Gruppe genau derjenigen der Urodelen, z. B. *Triton*.

Dazu kommt noch als weitere Komplikation eine Reihe von Hautfalten, die zwischen je zwei Organen und seitlich von den letzten jeder Gruppe

stehen. Ihre Längsachse ist parallel der Längsachse der Sinnesorgane. Dadurch entstehen ebensoviele Täler, wie Sinnesorgane vorhanden sind.

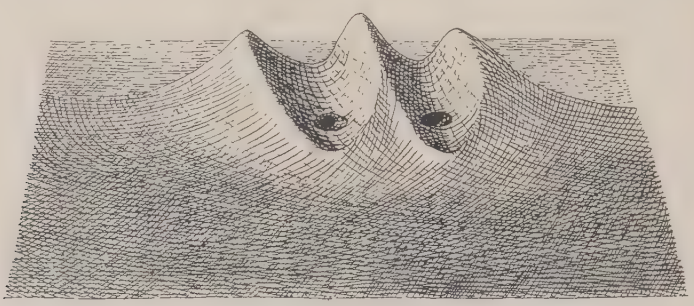

Fig. 36. *Hymenochirus.* Seitenorgangruppe stark vergrössert. In der Tiefe der beiden Täler sieht man den Porus, durch den man zu den Seitenorganen gelangt. In Wirklichkeit ist die Haut mit kleinen Stacheln (Fig. 33) bedeckt, sie sind hier weggelassen worden. (I. E. Meyer gez.)

B. PSEUDOHYMENOCHIRUS.

Chabanaud (20) beschreibt die Seitenorgangruppen von *Pseudohymenochirus* folgendermassen: „Die Gruppen sind elliptisch und oben abgeplattet. Sie gleichen Hautwarzen. Eine jede trägt zwei Poren und ein jeder Porus liegt im Zentrum einer geradlinigen Furche, die die Gruppe vollständig durchsetzt und senkrecht zu ihrer Längsachse steht."

Also genau die Verhältnisse von *Hymenochirus.* Nur sind, nach den Figuren zu schliessen, die Organe und Gruppen bei *Pseudohymenochirus* bedeutend grösser als bei *Hymenochirus,* wo sie überhaupt erst durch sorgfältige, speziell auf diesen Punkt gerichtete Untersuchung festzustellen sind.

C. PIPA.

Material: *Pipa americana* Laur. Erwachsenes Tier mit fertig entwickelten Jungen in den Rückenwaben (Fig. 39—40). Leider fast trocken und kaum schneidbar. Drei junge Tiere, 16 mm (Fig. 37—38). Besser schneidbar, aber schlecht fixiert.

Der äussere Bau der Seitenorgangruppen des erwachsenen Tieres (Fig. 24) ist, da makroskopisch feststellbar, schon im vorhergehenden Abschnitt beschrieben worden.

Fig. 37 zeigt eine Gruppe eines jungen, 16 mm langen Tieres. Auf der dunkel pigmentierten Epidermis sind die Höckerchen, durch die die Haut später ihre rauhe Beschaffenheit erhält, eben erst angedeutet. Dagegen ist

der Mittelstachel zwischen den beiden Seitenorganen schon stark entwickelt und zeigt dadurch, dass er eine Bildung eigener Art ist. An den beiden Enden der Gruppen fehlen die Stacheln noch, so dass sich die Zahl der Organe weiter vermehren kann. Die Seitenorgane, die sich als matte, pigmentlose Flecken abheben, stehen schon jetzt mit ihrem grossen Durchmesser quer zur Längsachse der Gruppe.

Längsschnitt einer Gruppe, Querschnitt der Seitenorgane. *Pipa* 16 mm. (Fig. 38.)

Der abgebildete Schnitt (Fig. 38) stammt von einer Gruppe, wie sie in Fig. 37 dargestellt ist. Die Ähnlichkeit mit dem Längsschnitt der Gruppe von *Hymenochirus* (Fig. 34) fällt sogleich auf, besonders, wenn man bedenkt, dass sich auf spätern Stadien auch seitlich von den Sinnesorganen dem Zentralhöcker gleiche Dornen finden.

Wie bei *Hymenochirus* liegt der zu den Organen führende Porus im Niveau der Epidermis. Auf ihn folgt ein ganz kurzer, durch Epidermiszellen gebildeter Kanal. Ob auch die Stützzellen in gleicher Weise eine Grube für die Sinneszellen bilden, lässt sich infolge des schlechten Fixierungszustandes nicht entscheiden.

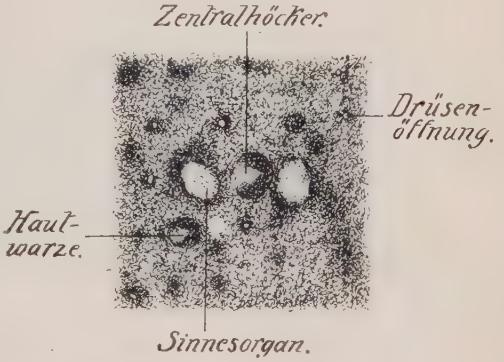

Fig. 37. *Pipa*, junges Tier 16 mm. Ansicht der Haut mit einer Seitenorgangruppe bei schwacher Vergrösserung.

Die Organe von *Pipa* sind wie die von *Hymenochirus* follikelartig ins Corium versenkt, was wieder auffällig an die Tieflagerung der Seitenorgane von *Triton* während des Landlebens erinnert. An ihrer Basis fehlt das Pigment oder ist weniger häufig als in der Umgebung. Unmittelbar der Basalmembran angeschmiegt findet sich fast immer eine Art Blutsinus, gebildet durch weitlumige Gefässe. Hier ziehen auch die Nerven zu den Seitenorganen, deren näheres Verhalten sich aber an meinen Präparaten nicht feststellen lässt.

Zwischen den Organen liegen Hautdornen, die im allgemeinen an die Falten von *Hymenochirus* erinnern, aber bedeutend komplizierter gebaut sind. Es ist eine starke Coriumpapille vorhanden, in deren Spitze ein Haufen schalenförmig angeordneter Kerne liegt, wie sie in gleicher Weise bei den Tastflecken der Anuren vorkommen. An der Spitze des Höckers liegt eine Verdickung der Häutungsschicht, die aber hier nach innen, nicht nach aussen, wie bei *Hymenochirus,* gerichtet ist. Die Dornen erheben sich nicht ohne weiteres aus der Epidermis, sondern sind dieser in eigentümlicher Weise eingegliedert. Rings um ihre Basis läuft eine Epidermisrinne. Sie stehen immer schief, wie das auch bei den Organen des erwachsenen Tieres der Fall ist.

Auf der Seite, nach der sie geneigt sind, schneidet die Falte besonders tief ein. Diese Bildung muss eine erhöhte Beweglichkeit der Dornen zur Folge haben.

Aus der Tatsache, dass die Seitenorganstacheln leicht beweglich sind, dass sie sich an exponierten Stellen, wie um das Auge, besonders stark ent-

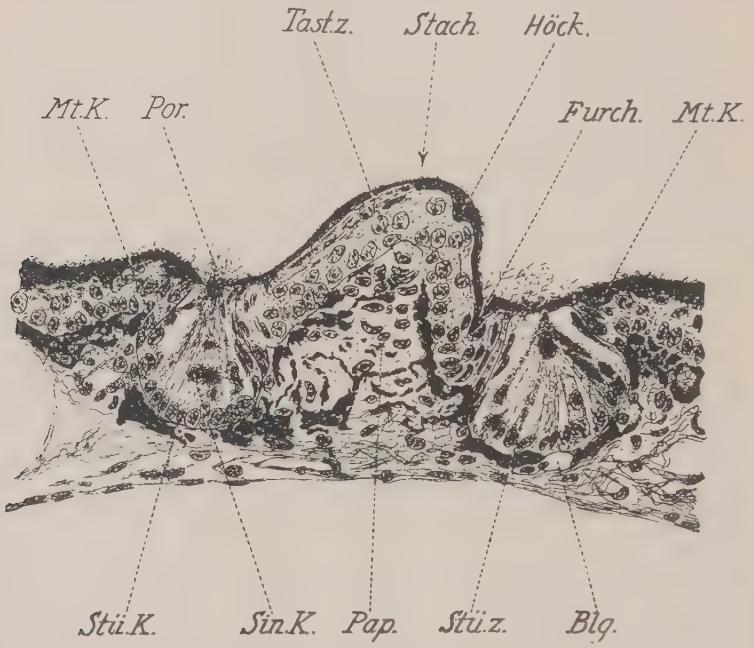

Fig. 38. *Pipa*, junges Tier 16 mm. Längsschnitt einer Seitenorgangruppe. Färb.: Eisenhämatox.-Eosin. Vergr. 400 mal.

wickelt zeigen, dass sie Zellen, die kaum anders denn als Tastzellen zu deuten sind, enthalten und dass (18) bei *Xenopus* an derselben Stelle ähnliche Gebilde, die sicher Sinnesorgane sind, vorkommen, wird es wahrscheinlich, dass auch die Stacheln von *Pipa* Sinnesorgane, eine Art Tastborsten, darstellen.

Längsschnitt eines Seitenorgans, Querschnitt der Gruppe. *Pipa* erwachsen. (Fig. 39.)

In den Grundzügen seines Baus zeigt das Organ von Fig. 39 nichts Neues, z. B. hat es sich nicht tiefer als die Organe des jungen Tiers ins Corium versenkt. Bemerkenswert ist aber seine gewaltige Ausdehnung, verglichen mit den jungen Organen von Fig. 38, die in gleicher Vergrösserung gezeichnet sind.

Seine Basis, zu der ein kräftiger Nerv tritt, hat sich flächenhaft ausgebreitet. Sie ist eben oder sogar leicht konkav. Über der Schicht der Stützzellenkerne liegen die Kerne der Sinneszellen in einer Anzahl, die für Amphi-

bien einzig dasteht. Das Organ öffnet sich durch einen grossen Porus nach aussen.

Also nicht nur durch die grosse Zahl von Gruppen, die Auflösung gewöhnlicher Linien zu breiten Zügen und die Entstehung ganz neuer (z. B. Nuchallinie), sondern auch durch die besondere Entwicklung des Einzelorgans offenbart sich bei *Pipa* die einzigartig starke Entwicklung des Seitenorgansystems.

Längsschnitt eines jungen Seitenorgans. *Pipa* 12 mm aus Wabe. (Fig. 40.)

Dieses Organ eines Tiers, das seine Wabe noch nicht verlassen hat, ist viel kleiner als diejenigen der nur wenig grössern, aber freilebenden *Pipa* von Fig. 38 oder gar als das erwachsene Organ von Fig. 39.

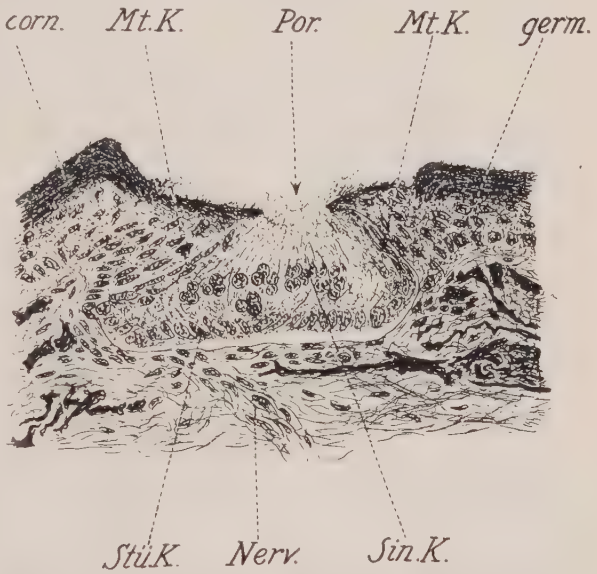

Fig. 39. *Pipa*, erwachsen. Längsschnitt eines Seitenorgans, Querschnitt der Gruppe. Färb.: Hämalaun. Vergr. 400 mal.

Fig. 38—40 demonstrieren die fortschreitende Zunahme der Organe an Grösse und Anzahl der Sinneszellen.

Beim erwachsenen Tier ist eine Vermehrung der Seitenorgane unmöglich, da auch seitlich von den beiden äussersten Organen jeder Gruppe ein Stachel steht, der ihnen jede Ausdehnung wehrt. Beim jungen Tier (Fig. 37—38; Fig. 40) besteht dieses Hindernis noch nicht und dort kann man alle Stadien von zwei- bis zu sechszähligen Organen finden.

Es scheint mir, dass sich die Stacheln, die bei *Pipa* zwischen den Seitenorganen stehen, mit den Falten, die bei *Hymenochirus* am gleichen Ort liegen, vergleichen lassen. Dafür lässt sich folgendes anführen:

1. Die Falten von *Hymenochirus* sind morphologisch von den Hautwarzen dieses Tieres verschieden. Sie sind eine im Zusammenhang mit den Seitenorganen entstandene Bildung eigener Art.

Das gleiche gilt für die Hautstacheln der Seitenorgane bei *Pipa*, denn diese haben eine eigentümlich spitze Form, die den andern Hautwarzen immer abgeht. Ferner stecken sie schief in der Epidermis, die andern Höcker stehen senkrecht. Und sie entstehen ontogenetisch zu einer Zeit, wo die übrige Epidermis noch völlig glatt ist.

2. Die Lage der Falten von *Hymenochirus* und der Stacheln von *Pipa* entspricht sich genau. Bei *Hymenochirus* sind die Falten dem Organ unmittelbar benachbart, bei der erwachsenen *Pipa* durch einen beträchtlichen Zwischenraum von ihm getrennt. Doch verhält sich die junge *Pipa* wie *Hymenochirus*.

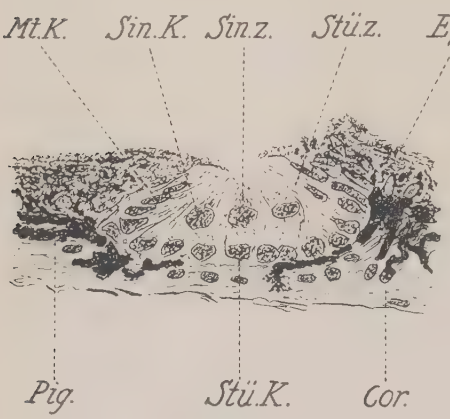

Fig. 40. *Pipa*, junges, aus der Wabe genommenes Tier 12 mm. Längsschnitt eines Seitenorgans. Färb.: Hämalaun. Vergr. 572 mal.

3. Der histologische Bau beider Bildungen stimmt in manchem überein. (Pigmentführende Coriumpapille, Verdickung der Häutungsschicht an der Spitze.)

Die angeführten Vergleichspunkte scheinen mir gewichtiger zu sein, als der sofort in die Augen springende Unterschied in der äussern Form, und ich halte deshalb beide Gebilde für homolog.

D. XENOPUS.

Der allgemeine Bau der Seitenorgangruppen von *Xenopus* wurde schon beschrieben. Ihre Histologie hat zuerst MAURER (92) untersucht. Ich kann seine Angaben nur bestätigen. Die Organe verhalten sich ganz so, wie ich es bei *Pipa* und *Hymenochirus* gefunden habe.

Bis jetzt schien es, dass Stachel- und Faltenbildungen, wie sie bei *Pipa* und *Hymenochirus* zwischen den Seitenorganen vorkommen, *Xenopus* fehlten, wie ja auch seine Epidermis ganz glatt sein soll. Nun sind aber durch NICOLAI (103) und CALABRESI (18) Bildungen beschrieben worden, deren Ähnlichkeit mit den Stacheln von *Pipa* sogleich auffällt.

Die Stacheln von *Pipa* und *Xenopus* stimmen in folgenden Punkten miteinander überein:

1. Die Lage der Stacheln ist gleich. Sie stehen an beiden Enden jeder Gruppe und zwischen je zwei Organen in der Weise, dass sie immer durch ein beträchtliches Stück gewöhnlicher Epidermis vom Seitenorgan getrennt sind.

2. Bei beiden Gattungen sind die Stacheln spitz kegelförmig.

3. Auch bei *Xenopus* stecken sie schief in der Epidermis.

4. Es scheint bei *Xenopus* eine ähnliche, die Beweglichkeit des Stachels ermöglichende Ringfurche wie bei *Pipa* vorzukommen.

5. Beide Gebilde sind Sinnesorgane, sie besitzen eine Coriumpapille mit Tastzellen.

Demgegenüber stehen folgende Unterschiede:

1. Die Stacheln von *Xenopus* sind viel kleiner als die von *Pipa*.

2. Sie sollen auch in ihrer Epidermis Sinneszellen besitzen.

3. Sie kommen, ausser in gesetzmässiger Anordnung innerhalb der Gruppen, auch diffus auf dem übrigen Körper vor.

Die Unterschiede zwischen den Stacheln von *Pipa* und *Xenopus* scheinen mir nicht sehr schwerwiegend zu sein und ich halte sie deshalb für homolog.

Unter Annahme dieser Homologie lässt sich bei den Aglossen eine Stufenreihe in der Ausbildung der Anhangsorgane der Seitenorgangruppen aufstellen.

Bei *Hymenochirus* finden sich einfache Hautfalten, die offenbar als Hilfsorgane der Gruppe entstanden sind.

Ihre Funktion ist vermutlich die, Reize nur aus bestimmten Richtungen an die Sinneshaare treten zu lassen.

Bei *Pipa* sind diese Anhangsorgane etwas von den Seitenorganen abgerückt. Aus den bilateralsymmetrischen Falten sind radiärsymmetrische Stacheln geworden.

Die alte Funktion ist verloren gegangen. Eine Nebenfunktion der Falten von *Hymenochirus,* der mechanische Schutz, ist zur Hauptfunktion geworden und nebenbei beginnen die Stacheln als tastborstenartige Sinnesorgane zu wirken.

Bei *Xenopus* haben sich die Stacheln stark verkleinert, ihre Beziehungen zur Gruppe teilweise aufgegeben und sich über den ganzen Körper verteilt.

Indem sie nicht mehr dem mechanischen Schutz dienen, sondern reine Sinnesorgane geworden sind, haben sie zum zweiten Male ihre Funktion gewechselt.

Zusammenfassung des II. Teils.

1. Alle aglossen Anuren, *Hymenochirus, Pseudohymenochirus, Pipa* und *Xenopus,* besitzen zeitlebens Seitenorgane.

2. Alle aglossen Anuren stimmen darin mit den Larven der Phaneroglossen überein, dass sich die Gruppen der obern Seitenlinie die Schmalseiten, die der mittlern und untern die Breitseiten zukehren.

3. Für die Aglossen charakteristisch und nur diesen zukommend ist die auf dem Rücken gelegene Linea accessoria und die Umbiegung der Supraorbitallinie auf der Stirn.

4. Alle Sinneslinien von *Hymenochirus* mit Ausnahme der Infraorbitallinie sind einreihig. Die Gruppen bestehen selten aus mehr als drei Organen. Sie sind äusserst klein und wenig zahlreich. Durch diese Eigentümlichkeiten nähert sich *Hymenochirus* den Larven der phaneroglossen Anuren.

In der Anordnung der Sinneslinien stimmt er dagegen mit den Urodelen überein. Er unterscheidet sich von ihnen nur durch Punkt 3.

Das Verhalten der Seitenorgane von *Hymenochirus* ist deshalb äusserst ursprünglich. Es stellt eine Mischung von Zügen der Urodelen und phaneroglossen Anuren dar und ist der Schlüssel für das Verständnis der Seitenorgane der andern Aglossen.

5. Nach dem wenigen, was bekannt ist, stimmt *Pseudohymenochirus* in Bau und Verteilung der Seitenorgane mit *Hymenochirus* überein.

6. *Pipa* zeigt eine unerhört starke Ausbildung der Sinneslinien, die bei dieser Gattung meist zu breiten Zügen werden. Die mittlere Seitenlinie bedeckt die Rumpfseiten und sogar Arm und Bein mit zahllosen Organgruppen. Sie bildet ausserdem auf der Ventralseite des Oberschenkels eine äusserst starke Linie. Diese und die Nuchallinie sind ein Neuerwerb von *Pipa*.

Supra- und Infraorbitallinie schliessen sich um das Auge zu einem Ring zusammen. Das Auge ist durch riesige Zentralstachel der Seitenorgangruppen geschützt.

Die Seitenorgane sind ausserordentlich gross und pro Gruppe zahlreicher als bei *Hymenochirus*.

Doch sind die Unterschiede diesem gegenüber nur graduell, ein Vergleich ist bis in Einzelheiten durchführbar.

7. Bei *Xenopus* hat die Grösse der Einzelgruppe auf Kosten der Gruppenzahl ein Maximum erreicht. Die Rumpflinien verhalten sich typisch. Das hyomandibulare System lässt sich nur noch teilweise auflösen. Der das Auge umziehende Gruppenring ist maximal entwickelt. Von der Supraorbitallinie existieren ausserdem nur noch wenige Gruppen in der Stirngegend.

8. Der Bau der Aglossen-Seitenorgane ist der für alle erwachsenen Amphibien typische. Die Seitenorgane sind ähnlich wie bei den landbewohnenden Urodelen ins Bindegewebe versenkt. Sie stehen mit der Aussenwelt nur durch einen von der Epidermis gebildeten Porus in Verbindung.

9. Zwischen je zwei Seitenorganen und an den Enden jeder Gruppe finden sich folgende Bildungen:

Bei *Hymenochirus* und *Pseudohymenochirus* Hautfalten, die parallel der Längsachse des Organs verlaufen.

Bei *Pipa* Stacheln, die nach ihrem Bau Sinnesorgane zu sein scheinen.

Bei *Xenopus* Stachelchen, die sicher Sinnesorgane sind.

10. Es wird wahrscheinlich gemacht, dass die unter 9 genannten Bildungen einander homolog sind und eine Stufenreihe *Hymenochirus—Pipa—Xenopus* bilden.

11. Es werden Angaben über Entwicklung und Vermehrung der Seitenorgane von *Pipa* gemacht.

III. TEIL.

DIE EINWIRKUNGEN DES LANDLEBENS AUF DAS SEITENORGANSYSTEM DER AMPHIBIEN.

1. Abschnitt.

DIE OBERFLÄCHLICHE LAGE DER AMPHIBIEN-SEITENORGANE ALS FOLGE DES BEGINNENDEN ÜBERGANGS ZUM LANDLEBEN.

Die oberflächliche Lage der Amphibien-Seitenorgane wird gewöhnlich (122) als ursprünglich angesehen. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass sie sekundär erworben wurde in Zusammenhang mit dem beginnenden Übergang zum Landleben.

Um das wahrscheinlich zu machen, will ich besprechen, ob sich bei den rezenten Amphibien Seitenkanäle oder Reste von solchen nachweisen lassen, ob bei den fossilen Amphibien Seitenkanäle feststellbar sind und ob die fischartigen Vorfahren der Amphibien Seitenkanäle besassen.

Schliesslich will ich versuchen, durch Berücksichtigung analoger Vorgänge am Seitenorgansystem der Fische zu brauchbaren Schlüssen zu gelangen.

A. LASSEN SICH BEI DEN REZENTEN AMPHIBIEN SEITENKANÄLE ODER RESTE VON SOLCHEN FESTSTELLEN?

Piersol (117) hat vermutet, dass der Ductus nasolacrimalis der Amphibien von einem Seitenkanal abstamme. Das werde wahrscheinlich gemacht „von meiner Beobachtung, die ich bei einem jungen *Bombinator* gemacht habe, d. h. dass im Lauf des Kanals seitliche Äste eine freie Verbindung zwischen dem Kanal und der äussern Hautfläche bilden".

Eine Nachuntersuchung dieser Angabe hat nicht stattgefunden. Piersols Hypothese ist wenig wahrscheinlich, da nicht ersichtlich ist, welcher Sinneslinie dieser Kanal hätte dienen können.

Sonst besitzen die Amphibien keine Kanäle und Rinnen, die sich als Seitenkanäle oder Reste von solchen deuten liessen. Wohl aber sind bei manchen die Organe ins Corium versenkt und dadurch entstehen Bildungen, die einigermassen an die Nervensäckchen, Spaltorgane und Lorenzinischen Ampullen der Fische erinnern. Man könnte sie, da die Sinneskanäle der Fische phylogenetisch und oft auch ontogenetisch durch Zusammenfliessen solcher Gruben zu einer Rinne, die sich dann zum Kanal schliesst, entstehen, als letzte Reste eines solchen auffassen.

Die ins Corium versenkten Organe der Tritonen werden im folgenden Abschnitt besprochen. Ihre Tieflagerung ist eine Einrichtung zum Schutz vor Vertrocknung, eine neu erworbene Landanpassung, die deshalb nicht mit Resten von Sinneskanälen verglichen werden darf.

Die Seitenorgane der Perennibranchiaten pflegen sich bei ältern Tieren, ähnlich wie die der Tritonen, ins Corium einzusenken. Sie bleiben aber im Gegensatz zu jenen mit der Aussenwelt in freier Verbindung.

Man kann die Versenkung als ganz verspätete, nur noch angedeutete Bildung eines Sinneskanals auffassen, ohne dass sich diese Ansicht durch weitere Argumente stützen liesse.

Gewöhnlich (66, 89, 92) wird sie dagegen als Erinnerung an ein früheres Landleben mit Follikelbildung der Seitenorgane wie bei unsern Tritonen angesehen, doch auch dies ist eine blosse Vermutung.

Eine dritte Möglichkeit, die mir am wahrscheinlichsten scheint, ist die, dass die Follikelbildung bei den Perennibranchiaten ein Neuerwerb zum Schutz der Seitenorgane ist.

Wie die Seitenorgane der Perennibranchiaten sind auch die der aglossen Anuren eingesenkt. Zur Erklärung kann man die gleichen drei Argumente wie oben beiziehen. Doch machen es gerade hier allerlei Eigentümlichkeiten wahrscheinlich, dass die Versenkung neu erworben wurde. Die Ähnlichkeit mit den Organen der Tritonen ist allerdings gross, muss aber auf Konvergenz beruhen.

Schliesslich sind noch die „Nebenohren" von *Ichthyophis* zu erwähnen. *Ichthyophis,* die einzige in dieser Richtung untersuchte Blindwühle, besitzt als Larve zweierlei Arten von Seitenorganen, erstens ganz normal gebaute, die im Niveau der Epidermis liegen, und zweitens die sogenannten Nebenohren (132). Das sind flaschenförmige Gebilde, die sich nach aussen öffnen, während der Körper im Corium liegt. Wie bei den echten Seitenorganen kann man Stütz- und Sinneszellen unterscheiden. Letztere tragen lange, starre Haare, die in den Hohlraum des Organs ragen. Auf ihnen schwebt, nirgends die Wände berührend, eine Art Otolith.

Coggi (22) will diese Nebenohren direkt mit den Lorenzinischen Ampullen der Selachier vergleichen. Er glaubt also, dass sie den Sinneskanälen der Fische verwandt seien. Vergleichspunkte sind allerdings viele vorhanden, doch sind sie wohl nur der Ausdruck davon, dass beides Modifikationen ein und desselben Typus von Sinnesorganen sind.

Bei den rezenten Amphibien lassen sich also keine Sinneskanäle oder Sinnesrinnen auffinden. Hingegen ist es nicht ganz ausgeschlossen, dass die Versenkung der Seitenorgane mancher zeitlebens das Wasser bewohnender Formen der letzte Rest einer ehemaligen Kanalbildung ist. Auch der Bau der Nebenohren von *Ichthyophis* kann in diesem Sinn ausgelegt werden.

B. BESASSEN DIE FOSSILEN AMPHIBIEN SEITENKANÄLE?

Die Schädelrinnen der Stegocephalen (Fig. 11) sind schon im ersten Teil besprochen worden. Man nimmt allgemein an, sie seien die Spuren von Sinneskanälen, wie sie die Fische besitzen. Die rezenten Amphibien stammen von stegocephalenartigen Ahnen ab. Damit scheint also erwiesen, dass ihre Seitenorgane sekundär, nach Durchlaufen eines Stegocephalenstadiums mit Sinneskanälen, hoch gelagert sind.

Doch beim Studium der Arbeiten Moodies (99—101) beginnt man die Richtigkeit dieser Auffassung zu bezweifeln. Nach ihm gehören die Stegocephalen mit Schädelrinnen spezialisierten Seitenzweigen an, die nicht als Vorfahren der rezenten Amphibien in Betracht kommen, und gerade die ursprünglichen Formen, die *Branchiosauriden*, besitzen immer einen ungefurchten Schädel.

Da die Schädeloberfläche der Stegocephalen immer rauh ist, kann sie nicht durch Muskulatur oder Schuppen, sondern nur von der Haut überlagert worden sein. Dann blieb aber auf ihr kein Platz für Kopfkanäle, die, nicht den Knochen angelagert, frei im Bindgewebe verliefen, wie das bei den Fischen oft vorkommt.

Die Stegocephalen ohne Schädelrinnen, die mutmasslichen Ahnen der rezenten Amphibien, mussten also Seitenorgane, die frei in der Epidermis lagen, besitzen. Denn dass diese tatsächlich vorhanden waren, beweist der Abdruck eines Schwanzes (99), auf dem die Lage der Sinneslinien durch zwei Reihen von Schüppchen angedeutet wird.

Haben also die Amphibienahnen je Sinneskanäle besessen, so muss das auf einer noch früheren Stufe, bei Formen, die auch die Vorfahren der Stegocephalen sind, gewesen sein.

Ich möchte hier noch einige Worte über die Schädelrinnen der Stegocephalen anfügen, denn es verlangt dringend nach einer Erklärung, dass diese Land- und Sumpftiere in ihren ursprünglichen Formen freie Sinneslinien besitzen, während sie sich später ein Rinnensystem, das dem der Fische gleicht, erwerben.

Ich glaube nicht, dass diese Rinnen den Rest eines Sinneskanalsystems, wie es die Fische besitzen, darstellen. (Übrigens könnten die Kanäle der Stegocephalen als Neuerwerb dieser Ordnung denen der Fische nur analog, nicht homolog sein.)

Gegen die Annahme, dass in den Rinnen Kanäle wie bei den Fischen lagen, spricht folgendes:

Wohlentwickelte Kanäle besitzen besonders gute Schwimmer des freien Wassers. Bei Sumpfbewohnern pflegen die Seitenorgane dagegen oberfläch-

lich zu liegen. Ihre Hochlagerung beim Übergang zu dieser Lebensweise lässt sich, wie nachher noch näher gezeigt wird, stufenweise verfolgen.

Das freie Wasser mieden die plumpen, erwachsenen Stegocephalen gewiss. Höchstens in Teichen und Sümpfen werden sie sich, wenn sie überhaupt noch ins Wasser gingen, aufgehalten haben. Also unter den Bedingungen, wo sich bei Fischen die Kanäle rückbilden, sollen sie bei Stegocephalen neu entstanden sein.

Gegen den Vergleich mit den Rinnen des Fischschädels sprechen auch morphologische Verschiedenheiten.

Bei Fischen pflegen sich solche Rinnen von Zeit zu Zeit zum Kanal zu schliessen, sie sind nicht überall gleich tief. Bei den Stegocephalen bleiben sie immer weit offen.

Auch besitzt kein Fisch Kanäle von dem enormen Durchmesser der Rinnen mancher Stegocephalen. Es ist schwer vorstellbar, dass auf ihrer Basis ein nach Art der Fischkanäle funktionierender Apparat entstehen konnte.

Es spricht also manches dagegen, dass die Schädelrinnen der Stegocephalen eine Wasseranpassung sind. Aber was kann den sonst ihre Funktion gewesen sein?

Vielleicht sind sie im Gegenteil eine Landanpassung, eine Einrichtung, um die zarten Seitenorgane vor Vertrocknung zu schützen. Sie würden dann den Follikeln, in die sich die Seitenorgane der Tritonen zur Zeit des Landlebens versenken, entsprechen. Zum Schutz der Organe wurde in den Rinnen wohl reichlich Schleim abgesondert, und wenn die Seitenorgane schliesslich dennoch zugrunde gingen, mag sich das Ganze in einen Drüsenapparat (den man in diesem Fall mit Recht „Schleimkanal" nennen könnte) verwandelt haben.

C. BESASSEN DIE FISCHARTIGEN VORFAHREN DER AMPHIBIEN SEITENKANÄLE?

Alle möglichen Ordnungen der Fische sind schon als Ahnen der Amphibien in Anspruch genommen worden, so die Cyclostomen, Selachier, Ganoiden und Dipnoer.

Doch kann man aus dem Fehlen oder Vorhandensein von Kanälen bei den uns bekannten rezenten und fossilen Vertretern der Gruppen, von denen man die Amphibien abzuleiten sucht, keine phylogenetischen Schlüsse ziehen. Denn die Ausbildung oder der Mangel von Kanälen ist nicht von grosser systematischer Bedeutung.

Darum ist es aussichtslos, durch das Studium der als Ahnen in Betracht kommenden Fische die Frage, ob die Vorfahren der Amphibien Sinneskanäle besessen hätten, zu entscheiden.

D. GIBT ES ANDERE WIRBELTIERE, DEREN SEITENORGANE UNTER DEN GLEICHEN LEBENSBEDINGUNGEN EINE HOCHLAGERUNG ERFAHREN HABEN?

Die Seitenorgane und in erhöhtem Masse die diese einschliessenden Kanäle sind infolge ihrer peripheren Lage den Einflüssen der Aussenwelt stark ausgesetzt. Vielleicht befindet sich nun das Seitenorgansystem der Amphibien unter Bedingungen, denen eine oberflächliche Lage der Organe und ein Fehlen der Kanäle entspricht.

Findet bei den Fischen unter entsprechenden Verhältnissen eine Hochlagerung der Seitenorgane statt, so darf der gleiche Entwicklungsgang auch für die Ahnen der Amphibien angenommen werden.

Tatsächlich bestehen nun zwischen Ausbildung der Kanäle und Lebensweise gewisse Gesetzmässigkeiten. Gute Schwimmer des freien Wassers besitzen fast immer wohl entwickelte Kanäle. Schlechte Schwimmer, z. B. Grund- und, was für uns besonders wichtig ist, Schlammfische, zeigen die Kanäle in der Regel rückgebildet, oft ganz geschwunden. Zu den „Schlammfischen" muss man aber auch die Amphibienlarven zählen.

Ich will für diese Rückbildung der Kanäle (denn dass die Entwicklung in dieser Richtung gegangen ist, dass also die Kanalträger die ursprünglichen Formen sind, lässt sich fast immer sicher feststellen) nur ein einziges, besonders schlagendes Beispiel anführen.

Das Verhalten der Seitenorgane der Dipnoer.

Wenn ich nun Dipnoer und Amphibien in manchem vergleiche, so möchte ich den Vergleich ausdrücklich nur als Analogie gewertet wissen. Die Frage der phylogenetischen Verwandtschaft lasse ich ganz beiseite.

Hingegen halte ich mich an die, wie ich glaube genügend gesicherte, Dollo'sche (29) Auffassung des Verwandtschaftsverhältnisses der Dipnoer unter sich, d. h. an die Stufenreihe: *Dipterus—Ctenodus—Ceratodus—Protopterus—Lepidosiren.*

†Ctenodus Ag. (Perm).

Ctenodus steht morphologisch zwischen *Dipterus* und *Ceratodus*. Also muss er auch ethologisch eine Zwischenstellung eingenommen haben. *Dipterus* lebte streng nectontisch, *Ceratodus* zeigt Neigung zum Sumpf- und Schlammleben. *Ctenodus* wird also noch ein tüchtiger Schwimmer gewesen sein.

Dem entspricht die Ausbildung seiner Seitenkanäle. Der Schädel zeigt tiefe Rinnen, die stellenweise zum Kanal geschlossen sind. Es muss also ein stark entwickeltes Kanalsystem vorhanden gewesen sein.

†Ceratodus Sturii Teller (Keuper).

Ceratodus Sturii ist morphologisch noch ursprünglicher als der rezente (*Neo-*)*Ceratodus*. Er wird deshalb auch ein besserer Schwimmer gewesen sein.

Seine Sinneskanäle sind stärker als bei *Neo-Ceratodus* ausgebildet. Der Schädel ist zu ihrer Aufnahme gefurcht und die Rumpfseitenlinie ist völlig unter die Schuppen versenkt.

Neo-Ceratodus Forsteri Krefft.

Neo-Ceratodus ist der ursprünglichste der rezenten Dipnoer. Er lebt in stagnierendem, oft verdorbenem Wasser, aber nicht eigentlich in Sümpfen und im Schlamm.

Sein Schädel ist nicht mehr gefurcht wie bei *Ceratodus Sturii*, nur auf dem Submandibulare findet sich noch eine flache Rinne. Der Rumpfkanal, der bei der vorigen Art noch ganz unter den Schuppen lag, durchbohrt diese nun, da er in ihrem rostralen Abschnitt über, im caudalen unter ihnen liegt. Die Kopfkanäle sind nur ins Bindegewebe eingebettet, sie öffnen sich nach aussen durch komplizierte Porensysteme wie bei manchen Ganoiden (1). Noch nirgends liegen an Stelle der Kanäle nur Rinnen.

Protopterus annectens Owen.

Protopterus ist morphologisch schon viel weiter ans Sumpfleben angepasst als *Neo-Ceratodus*. (Kleinere Schuppen, Rückbildung der paarigen Flossen, Streckung des Körpers.) Er ist ein ausgesprochener Sumpf- und Schlammfisch.

Die Seitenorgane liegen oberflächlich wie bei den Amphibien. Nur dort, wo Supraorbital-, Infraorbital-, Hyomandibular- und Occipitallinien zusammenstossen, finden sich noch auf eine ganz kurze Strecke Rinnen und Kanäle. Die Kanäle besitzen einfache, unverzweigte Poren. Ihre Ausdehnung und Porenzahl nimmt mit steigendem Alter zu. Der Jungfisch besitzt an ihrer Stelle nur Rinnen.

Lepidosiren paradoxa Fitz.

Lepidosiren ist das Endglied der beschriebenen Stufenreihe. Er ist ein ausgesprochenes Schlammtier.

Von Kanälen fehlt jede Spur. Die Seitenorgane liegen frei in der Epidermis wie bei den Amphibien.

Dieses Dipnoer-Beispiel zeigt also, dass der Übergang vom freien Schwimmen zum Schlammleben zur Rückbildung der Kanäle und sekundären Hochlagerung der Seitenorgane führt.

Dieser Vorgang muss auch bei den Amphibien stattgefunden haben. Ihre Ahnen sind unter generalisierten Fischtypen zu suchen. Diese werden aber, entsprechend ihrer Lebensweise, Kanäle besessen haben. Da wir diese Ahnen nicht genau kennen, lassen sich die verschiedenen Stufen der Rückbildung nur an Hand von Parallelbeispielen erschliessen.

Wenn also auch die rezenten Amphibien keine unzweifelhaften Reste von Sinneskanälen aufweisen und wenn auch bei den in Betracht kommenden fossilen keine solchen vorhanden gewesen sind, so darf ihre ehemalige Anwesenheit doch nach Analogie mit den Verhältnissen bei Fischen angenommen werden.

Dem Landleben der Amphibien geht ein ausgesprochenes Sumpf- und Schlammleben voraus, ja, beide gehen ohne Grenze ineinander über. In diesem Sinn ist die Lagerung der Seitenorgane der Amphibien in der freien Epidermis der erste Einfluss, den das beginnende Landleben auf den Bau des Seitenorgansystems auszuüben vermochte.

2. Abschnitt.

DIE BEZIEHUNG ZWISCHEN AUSBILDUNGSGRAD DES SEITENORGANSYSTEMS UND ABHÄNGIGKEIT VOM WASSER BEI DEN AMPHIBIEN.

Die Frage, welche ich in diesem Abschnitt zu beantworten habe, lautet: Gibt es Amphibien, bei denen der Ausbildungsgrad der Seitenorgane nicht der Lebensweise entspricht, die z. B. Landtiere sind und dennoch Seitenorgane besitzen und umgekehrt, oder steht Entwicklung des Seitenorgansystems und Abhängigkeit vom Wasser in einer gewissen Übereinstimmung?

Natürlich sind „Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems" und „Abhängigkeit vom Wasser" zahlenmässig nicht genau fassbare Grössen. Man muss sich also mit der Feststellung einer allgemeinen Übereinstimmung begnügen.

Bis heute lautete die Antwort:

Die Entwicklung der Urodelen-Seitenorgane steht in direkter Beziehung zur Lebensweise.

Die Entwicklung der Seitenorgane der erwachsenen Anuren steht nicht in Beziehung zur Lebensweise, denn es fehlen ihnen Seitenorgane (Ausnahme *Xenopus*), gleichgültig, ob sie im Wasser oder auf dem Lande leben.

Ich hoffe zu zeigen, dass solch ein verschiedenes Verhalten von Urodelen und Anuren nicht existiert.

A. URODELEN.

Es wäre zwecklos, alle Angaben über Ausbildungsgrad der Seitenorgane und Lebensweise bei Urodelen zu sammeln, da sie immer wieder das gleiche beweisen. Ich begnüge mich mit einigen Beispielen.

Amphiumidae, Proteidae, Sirenidae.

Alle diese halb oder ganz neotenischen Formen besitzen stark entwickelte Seitenorgane, die sich mit steigendem Alter eher vermehren als vermindern. Der Ausbildungsgrad der Seitenorgane entspricht also der Lebensweise.

Salamandrinae.

Triton besitzt kräftig ausgebildete Seitenorgane (Fig. 6—9). Ihre Entwicklung entspricht der Lebensweise dieser Tiere im Frühjahr, passt aber gar nicht zu dem ausgesprochenen Landleben, das die Tritonen den grössten Teil des Jahrs über führen. Hier bedarf also die Behauptung, dass der Ausbildungsgrad der Seitenorgane der Abhängigkeit ihres Trägers vom Wasser entspreche, einer gewissen Einschränkung.

Denn zur vollen Übereinstimmung wäre es nötig, dass die Seitenorgane jedesmal während des Landlebens schwinden und während des Wasseraufenthalts neu entstehen würden. Das ist natürlich unmöglich. So hat das Seitenorgansystem nur die Wahl, sich entweder als Anpassung ans Landleben rückzubilden oder sich dem Wasserleben entsprechend zu entfalten. In beiden Fällen kann es auf diese Weise während eines Teils des Jahrs den Umweltsbedingungen nicht entsprechen. Überall ist der letztere Weg eingeschlagen worden, der es mit sich bringt, dass die Seitenorgane während des Landaufenthalts geschützt werden müssen.

Die in diesem Zusammenhang auftretenden histologischen Veränderungen sind von Malbranc (89), Merkel (96), Maurer (91—92) und Kingsbury (66) beschrieben worden.

Zur Zeit des Wasserlebens liegt die Oberfläche des Seitenorgans frei und steht in ungehinderter Verbindung mit dem umgebenden Wasser, in das seine Sinneshaare tauchen. Die distalen Enden der Stütz- und Sinneszellen liegen im Niveau der Epidermisoberfläche und die Basis des Organs ist nur wenig ins Bindegewebe versenkt. Es gleicht etwa Fig. 46 von *Salamandra atra*.

Geht nun der Molch im Sommer ans Land, so sinken seine Seitenorgane ins Corium. Die Stütz- und Deckzellen und die ans Organ grenzenden Epidermiszellen beginnen zu wuchern. Die Sinneszellen stehen schliesslich nur noch durch einen feinen Kanal mit der Aussenwelt in Ver-

bindung und auch dieser ist durch von den Stützzellen abgeschiedenen Schleim verstopft. (Von solch versenkten Organen will MAURER die Säugetierhaare ableiten. Vergl. IV. Teil.)

Die Seitenorgane der aglossen Anuren (Fig. 34—35) zeigen, wenn auch weniger ausgeprägt, die Eigentümlichkeiten solch versenkter Landorgane. (Natürlich hat man sich ihre Wall- und Höckerbildungen wegzudenken.) Die Organe sind in gleicher Weise ins Bindegewebe versenkt. Auf Fig. 34 rechts sieht man, wie die Stützzellen emporgewuchert sind, so dass die Spitze der Sinneszellen in eine Grube zu liegen kommt. Diese Grube entspricht dem feinen, verstopften Kanal von *Triton,* nur geht bei jenem die Wucherung so weit, dass ein Zellpropf über das Niveau der Epidermis emporragt. Und wie bei *Triton* hat auch bei den Aglossen die Epidermis das Organ von der Oberfläche verdrängt, so dass es nur noch durch einen Porus mit der Aussenwelt in Verbindung steht (Fig. 35).

Wandert der Molch im nächsten Frühjahr ins Wasser, so durchläuft das Seitenorgan in umgekehrter Richtung wieder die gleichen Stadien und hat in wenigen Tagen die für das Wasserleben bezeichnende Gestalt angenommen.

Interessant ist das Verhalten der Seitenorgane von *Diemyctylus viridescens* Raf. Die Histologie der Organe hat KINGSBURY (66), das Verhalten der Seitennerven S. PH. GAGE (44) und die Biologie S. H. GAGE (43) untersucht.

Nach Vollendung der Metamorphose begibt sich der Molch ans Land und bleibt dort volle zwei Jahre. Dann ist er erwachsen und kehrt für immer ins Wasser zurück.

Die Seitenorgane verhalten sich wie die unserer Tritonen. Vor der Metamorphose liegen sie oberflächlich, auf dem Land werden sie versenkt und zeigen samt ihren Nerven während dieser zwei Jahre keine Spur von Rückbildung. Mit der Rückkehr ins Wasser steigen sie dann endgültig an die Oberfläche.

Salamandrina perspicillata Savi. steht in der Abhängigkeit vom Wasser zwischen *Triton* und *Salamandra.*

Die Seitenorgane sind vorhanden, aber schwach entwickelt (89). Die Radix dorsalis lineae lateralis VII ist sehr dünn (118).

Salamandra maculosa Laur. ist vom Wasser so gut wie unabhängig.

Seitenorgane fehlen (89). Eine äusserst dünne Radix dorsalis lineae lat. VII lässt sich bis zur Haut verfolgen und deshalb müssen wohl doch noch einige Organe vorhanden sein (32, 37).

Salamandra atra Laur. ist vom Wasser völlig unabhängig.

Seitenorgane fehlen. Die Radix dorsalis lineae lat. VII ist noch dünner als bei *Salamandra maculosa* und endet schon im Ganglion Gasseri (118).

Plethodontinae.

Spelerpes ruber Daud. lebt wie *Triton* im Frühjahr.

Die Seitenorgane sind stark entwickelt (27). Ebenso verhält sich nach meiner Untersuchung *Spelerpes bilineatus* Green.

Spelerpes fuscus Bp. lebt wie *Salamandra atra.*

Seitenorgane fehlen (66). Die Radix dorsalis lineae lat. VII fehlt (118).

Plethodon lebt ebenfalls wie *Salamandra atra.*

Seitenorgane fehlen (66). Die Radix dorsalis lineae lat. VII fehlt (28).

Desmognathinae.

Desmognathus fuscus Raf. ist vom Wasser eher weniger abhängig als unsere Tritonen.

Die Seitenorgane sind schwach entwickelt (66), die Radix dorsalis lineae lat. VII ist dünn (66).

Amblystomatinae.

Die neotenischen Formen verhalten sich wie die Proteidae usw., die nicht neotenischen entsprechend ihrer Lebensweise wie die Gattung *Triton.*

Bei den Urodelen entsprechen sich also (unter Berücksichtigung der für *Triton* geltenden Einschränkung) Ausbildungsgrad der Seitenorgane und Abhängigkeit ihres Trägers vom Wasser.

B. ANUREN.

Den meisten erwachsenen Anuren fehlen Seitenorgane. Man betrachtet sie hier als Larvenmerkmal, das als solches in der Metamorphose zu verschwinden hat. Nach diesem Gedankengang müssten die Aglossen mit ihren Seitenorganen partiell neotenisch sein.

Ich möchte wahrscheinlich machen, dass die Anuren sich auch in dieser Beziehung wie die Urodelen verhalten.

Aglosse Anuren.

Hymenochirus und Pseudohymenochirus. Über die Lebensweise dieser beiden Aglossen ist nichts bekannt, sie lässt sich aber aus dem Körperbau ableiten. Was seinen Habitus, der ja für die Lebensweise vor allem in Betracht kommt, anbetrifft, ist *Hymenochirus* ein Mittelding zwischen den übrigen Aglossen und dem normalen Typus Frosch (Fig. 22—23).

Der Typus Frosch ist eine ausgesprochene Landanpassung, der *Pipa-Xenopus*-Typus seine Umformung für den Wasseraufenthalt. Entsprechend

seiner intermediären Organisation muss *Hymenochirus* auch in der Lebensweise eine Mittelstellung einnehmen. Er wird Wasserbewohner sein, aber das Land vielleicht zeitweise noch betreten können.

Der Lebensweise entspricht die Ausbildung der Seitenorgane. Dem typischen Frosch fehlen sie, bei *Pipa-Xenopus* sind sie extrem, bei *Hymenochirus* mässig entwickelt.

Xenopus. Alle *Xenopus*-Arten verlassen das Wasser nie und besitzen entsprechend stark ausgebildete Seitenorgane.

Pipa. Auch *Pipa* verlässt das Wasser nie und ist dementsprechend mit Seitenorganen ausgerüstet. Es ist anzunehmen, dass ihrer unerhört starken Entwicklung noch irgendeine besondere Lebensgewohnheit entspricht, von der die spärlichen Beobachtungen über das Freileben nichts zu berichten wissen.

Bei den aglossen Anuren entsprechen sich also wie bei den Urodelen Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit ihres Trägers vom Wasser.

Phaneroglosse Anuren.

Ein prinzipieller Unterschied zwischen den Urodelen, bei denen sich die Ausbildung der Seitenorgane nach der Lebensweise richtet, und den Anuren, bei denen das Organsystem mit Eintritt der Metamorphose schwindet, gleichviel, ob sein Träger sich nachher im Wasser oder auf dem Lande aufhält, hätte nichts Unwahrscheinliches an sich. Aber höchst befremdend wäre dieser Unterschied zwischen Urodelen und aglossen Anuren einerseits, phaneroglossen Anuren anderseits. Ich möchte wahrscheinlich machen, dass er nicht existiert.

Würde überhaupt der Besitz von Seitenorganen zur Lebensweise unserer einheimischen Anuren passen? Ich glaube kaum.

Die Frösche steigen zwar wie die Tritonen mit ihren Seitenorganen im Frühjahr ins Wasser, aber wie verschieden verhalten sie sich dort!

Die Tritonen bleiben monatelang im Wasser, auf dessen Grund sich ihr ganzes Leben abspielt. Hier jagen und verschlingen sie ihre Beute, hier finden sich die Geschlechter und hier führt das Männchen seine Liebestänze auf. Die Tritonen sind wieder ganz Fisch geworden und müssen deshalb vor allem eins besitzen, die Seitenorgane.

Die Frösche suchen dagegen die Dauer ihres Wasseraufenthaltes möglichst abzukürzen. Die Wassertiefe bleibt ihnen fremd. Nur in Gefahr ziehen sie sich dorthin zurück, ihr ganzes Leben spielt sich an der Oberfläche ab. Und da ihr Kopf aus dem Wasser auftaucht, so findet das Sinnesleben sozusagen „auf dem Lande" statt. Nie jagen und fressen sie unter Wasser, kein Liebestanz, durch Wasserschwingungen dem Partner übermittelt, ist je

beobachtet worden. In der Luft wird die Beute erhascht und durch die Luft werden die Sinneseindrücke, die die Geschlechter zusammenführen, übertragen. Dass die Frösche Landtiere sind und bleiben, zeigen sie schon durch den Besitz einer Stimme.

Gewiss ist z. B. unser Wasserfrosch recht stark ans Wasser gebunden, aber auch er steht ihm im Grunde genommen so fremd gegenüber wie seine Verwandten.

Nein, besässen solche Tiere Seitenorgane, so würde das ihrer Lebensweise nicht entsprechen.

Ein einziger unserer einheimischen Anuren ist etwas stärker ans Wasser angepasst, die Unke. Sie verlässt es selten, fast nur, wenn sie sich ins Winterquartier zurückzieht. Die Metamorphose geht ohne wesentlichen Wechsel der Lebensweise vor sich, das Jungtier steigt nicht ans Land. Die Unke vermag sogar ihre Beute unter Wasser zu jagen. Aber in der Regel hält auch sie sich an der Oberfläche auf und jagt nach Art der andern Anuren.

Auch im Körperbau äussert sich diese gesteigerte Wasseranpassung. Ihre plumpen Formen nähern sich etwas dem *Xenopus*-Typus, allerdings noch weniger ausgesprochen als bei *Hymenochirus*.

Nach der Lebensweise beurteilt, ist also die Anwesenheit von Seitenorganen oder Resten solcher bei der erwachsenen Unke nicht ausgeschlossen.

Ich habe bei *Rana, Bufo, Hyla, Alytes, Bombinator* und *Discoglossus* histologisch untersucht, ob nach der Metamorphose noch Seitenorgane vorhanden sind.

Bei *Rana, Bufo, Hyla* und *Alytes*, also allen einheimischen Anuren mit Ausnahme der Unke, bilden sich die Seitenorgane während der Metamorphose zurück. Untersucht man die jungen Tiere auch nur kurze Zeit, nachdem sie das Wasser verlassen haben, so sind die Organe schon spurlos verschwunden.

Dass das Fehlen der Seitenorgane der Lebensweise dieser Tiere entspricht, ist vorhin theoretisch abgeleitet worden.

Auch bei *Discoglossus* fehlt jede Spur von Seitenorganen. Ich untersuchte dieses Tier, erstens, weil es das Wasser nur selten verlässt und zweitens seiner ursprünglichen systematischen Stellung wegen. Die Möglichkeit, noch Seitenorgane anzutreffen, war also nicht auszuschliessen.

Bei *Bombinator* (Fig. 41—43) schwinden die Seitenorgane zur Zeit der Metamorphose nicht oder nur zum Teil. Zwar werden sie bei Oberflächenbetrachtung nach und nach unsichtbar (Fig. 15—16), doch kommt das nur daher, dass sie jetzt nicht mehr über die Epidermis vorragen. Auch beim erwachsenen Tier sind noch Seitenorgane vorhanden. Sie scheinen allerdings nur noch im Gebiet des Rumpfseitennervs vorzukommen, hauptsäch-

lich in seinem vordern Teil, dort, wo er nach Durchkreuzen des Lymphraums zur Nackenhaut zieht.

In Fig. 41—43 sind drei Entwicklungsstadien der Unken-Seitenorgane abgebildet.

Fig. 41 zeigt ein Organ vor der Metamorphose. Es weicht in nichts von den Seitenorganen anderer Anurenlarven ab. Charakteristisch ist, wie es sich steil hügelförmig über die Epidermisoberfläche erhebt. Das bedingt auch seine gute Sichtbarkeit (Fig. 15). Gegen das Corium ist es auch nicht in Spuren eingesenkt.

In Fig. 42 ist ein Organ kurz nach der Metamorphose abgebildet. Man erkennt sogleich, dass es von aussen nicht mehr sichtbar sein kann (Fig. 16), denn es ist von der Umgebung überwachsen worden. Es steht aber mit der Aussenwelt noch immer durch einen ganz feinen Porus in Verbindung. Bisweilen kann es sich etwas ins Bindegewebe einsenken (Fig. 42).

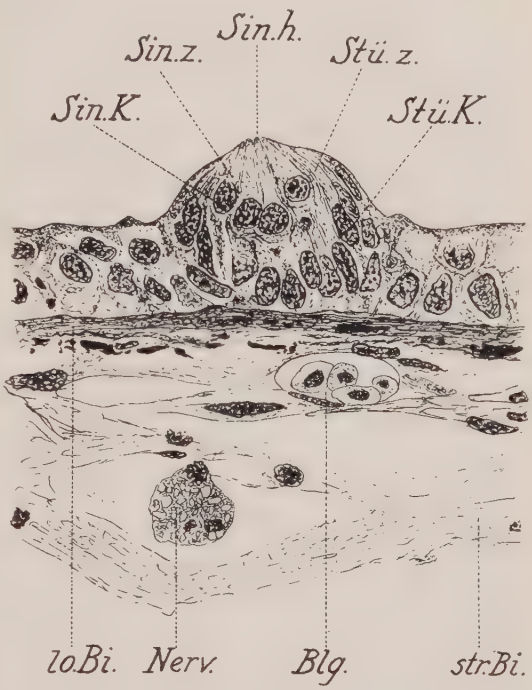

Fig. 41. Unkenlarve 30 mm. Larvales, hügelartig vorragendes Seitenorgan. Vergr. 480 mal.

Fig. 43 zeigt das Organ des Erwachsenen. Es unterscheidet sich nur quantitativ von dem des Jungtiers (Fig. 42). Einerseits ist es nicht rückgebildet und steht nach wie vor mit der Aussenwelt durch einen Porus in Verbindung, anderseits hat es sich auch nicht weiter entwickelt, sich nicht eingesenkt und keine Hilfsapparate, wie z. B. die Organe der Aglossen, gebildet. Neben funktionsfähigen Organen findet man auch solche, die in Zerfall begriffen und von der Epidermis gänzlich überwachsen sind.

Die Ergebnisse an *Bombinator* sind von höchster Wichtigkeit, denn sie beweisen, dass auch bei den phaneroglossen Fröschen die Zeit der Rückbildung der Seitenorgane nicht mit der Metamorphose zusammenzufallen braucht, sondern das nur tut, wenn mit dieser ein Wechsel der Lebensweise Hand in Hand geht.

Bombinator, der einzige einheimische, stärker ans Wasser angepasste Frosch, ist zugleich der einzige, der auch in erwachsenem Zustand noch

Fig. 42. Unke 16 mm. Seitenorgan kurz nach der Metamorphose. Vergr. 480 mal.

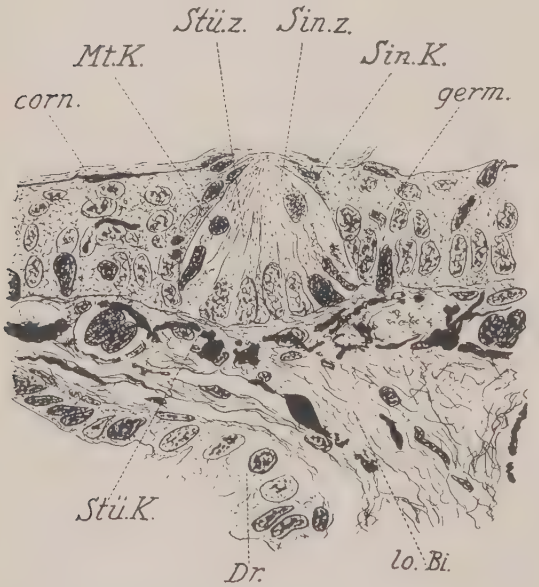

Fig. 43. Unke, erwachsen 33 mm. Seitenorgan eines ausgewachsenen Tiers. Vergr. 480 mal.

Seitenorgane besitzt, wenn diese auch schwach ausgebildet sind. Die oben geäusserte Vermutung hat sich also bestätigt.

Andere Anuren. Gibt es ausländische phaneroglosse Anuren, bei denen mit Aussicht auf Erfolg nach Seitenorganen zu fahnden wäre? Mir ist keine Form bekannt, deren Bau auf ein einigermassen ausgesprochenes Wasserleben schliessen liesse. Es sind also höchstens Seitenorgane in schwacher Ausbildung, etwa wie bei unserer Unke, zu erwarten, die äusserlich nicht sichtbar sind.

Dennoch habe ich im Wiener naturhistorischen Museum die ganze Anurensammlung, wenn nötig mit Benützung der Lupe, durchsucht. Besondere Aufmerksamkeit wandte ich den Zystignathiden *Pseudis* und *Calyptocephalus* zu, die ausschliesslich Wasserbewohner sein sollen.

Ich fand nichts. Das beweist aber nur, dass die schwache Ausbildung der Organe und der mangelhafte Erhaltungszustand der Haut ein Erkennen verunmöglichten. Vermochte ich sie doch nicht einmal bei den Riesenlarven der oben erwähnten Zystignathiden, wo sie sicher vorhanden sein müssen, aufzufinden. Ich zweifle nicht daran, dass sich bei histologischem Studium oder der Untersuchung lebensfrischer Haut noch bei einer Menge von Anuren Seitenorgane auffinden liessen.

Also auch bei den Anuren entsprechen sich Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit seines Trägers vom Wasser. Für die Aglossen gilt das gewiss. Die Phaneroglossen sind im allgemeinen, auch wenn sie ihr ganzes Leben im Wasser verbringen, nur wenig an dieses angepasst. Man darf bei ihnen deshalb höchstens ein schwach entwickeltes Seitenorgansystem vermuten. Die Unke, der am stärksten ans Wasser angepasste einheimische Frosch, besitzt in der Tat zeitlebens Seitenorgane.

C. GYMNOPHIONEN.

Nur von drei Gattungen der Gymnophionen, *Ichthyophis* (132), *Hypogeophis* (12) und *Typhlonectes* (132) ist etwas über das Seitenorgansystem bekannt.

Ichthyophis macht die erste Entwicklung am Lande durch, geht dann aber als Larve ins Wasser und bleibt dort bis zur Metamorphose. Das erwachsene Tier lebt auf dem Lande.

Die Seitenorgane der Larve sind wohl entwickelt und in eigentliche Seitenorgane und „Nebenohren" differenziert. Sie sollen dem Erwachsenen fehlen.

Bei *Hypogeophis* nimmt das aus dem Ei schlüpfende Tier sogleich die Lebensweise des Erwachsenen an. Es gelangt nie ins Wasser.

Die Seitenorgane werden zwar in der Ontogenese angelegt, verschwinden aber schon frühzeitig wieder.

Typhlonectes ist vivipar und geht nie ins Wasser.

Schon bei ältern Embryonen liessen sich keine Seitenorgane mehr auffinden.

Also auch bei den Gymnophionen stimmen, soweit sich das beurteilen lässt, Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit seines Trägers vom Wasser überein.

D. DIE BEDEUTUNG DER TATSACHE, DASS SICH AUSBILDUNGSGRAD DES SEITENORGANSYSTEMS UND ABHÄNGIGKEIT SEINES TRÄGERS VOM WASSER ENTSPRECHEN.

Bis jetzt lag es nahe, das Erhaltenbleiben der Seitenorgane bei erwachsenen Amphibien als partielle Neotenie anzusehen. Man konnte annehmen, dass das Seitenorgansystem ein Larvenmerkmal sei, das als solches in der Metamorphose schwinde. Neotenie wäre ein Bestehenbleiben der Seitenorgane eben deshalb, weil sich ausnahmsweise die Wirkung der Metamorphose nicht geltend machen würde.

Ich halte diese Auffassung nicht für richtig. Ein Larvenmerkmal im engern Sinn ist morphologisch ohne grosse Bedeutung, da es eine neuerwor-

bene Anpassung an eine besondere Lebensweise ist. (Z. B. Larvenschnabel, Haftapparate, Flossensaum.) Zu dieser Kategorie gehört das Seitenorgansystem sicher nicht.

Um es dennoch zum Larven- oder Jugendmerkmal stempeln zu können, müsste gezeigt werden, dass es im typischen Fall zu einem genau bestimmten Zeitpunkt vor der Vollendung des Wachstums des Individuums schwindet.

Es war die Aufgabe dieses Abschnittes zu zeigen, dass ein solcher fixierter Zeitpunkt nicht existiert. Das Seitenorgansystem schwindet aus rein äusserlichen Gründen dann, wenn es keine Funktion mehr auszuüben vermag. Dass die Rückbildung oft auf die Grenze des Larven- und Erwachsenenlebens, die Metamorphose, fällt, berechtigt nicht dazu, sie mit dieser in nähern Zusammenhang zu bringen.

Zu jedem Amphibium gehört also ein Seitenorgansystem. Es ist weder bloss ein Teil der Organisation der Larve, noch bloss der des Erwachsenen, sondern ein Teil der Gesamtorganisation des Tiers, die sich aus dieser Zweiheit zusammensetzt, und es erhält sich so lange, als es eine Funktion auszuüben vermag.

Die vorhin angeführte Auffassung des Seitenorgansystems ermöglicht auch das Verständnis einer höchst auffallenden Erscheinung, die kurz besprochen werden soll.

Ohne Zweifel gibt es unter den heute lebenden Amphibien einzelne Stämme, die auf dem Wege sind, sich vom Wasser immer mehr unabhängig zu machen, während andere, die schon weitgehend dem Lande angepasst waren, wieder ins Wasser zurücksteigen.

Anderseits zeigen alle Amphibien den Ausbildungsgrad der Seitenorgane, den sie nach ihrer jetzigen Lebensweise beanspruchen können.

Daraus folgt, dass es Amphibien geben muss, die als erwachsen Seitenorgane besitzen, obgleich sie ihren Vorfahren fehlten, bei denen also ein einst rückgebildetes Organ wieder aufgetaucht ist.

Dass es solche Amphibien geben muss, ist klar. Schwieriger ist es aber schon anzugeben, welche Formen speziell diese Entwicklung durchgemacht haben.

Wahrscheinlich scheint sie mir für die Unke und die aglossen Anuren. Denn diese sind nach ihrem Körperbau eine Umformung des Typus Frosch, dem die Seitenorgane fehlen, für das Wasserleben, also (als erwachsen) sekundäre Wassertiere.

Auch unsere einheimischen Tritonen scheinen wieder ins Wasser zurückzusinken, *Pleurodeles* verlässt es selten und die Perennibranchiaten haben diesen Weg schon ganz vollendet.

Ist das nun eine eigentliche Umkehrung der Entwicklung, das Wiederauftauchen eines geschwundenen Organs? Wenn man das Seitenorgansystem

so auffasst, wie ich es oben getan habe, so ist das nicht der Fall. Ein Beispiel soll das zeigen.

Man denke sich eine Rattenzucht, in der jedem Tier zu einer gewissen Zeit seines Lebens der Schwanz abgeschnitten wird. Dennoch werden die Jungen stets mit langen Schwänzen zur Welt kommen, aber immer schneidet sie der Züchter wieder ab.

Durch einen ähnlichen Eingriff wird das Seitenorgansystem im Moment des Übergangs zum Landleben zerstört, ohne dass dadurch seine Keimesanlage im geringsten beeinflusst würde.

Nun möge es einigen Ratten gelingen zu entwischen. Ist es da wunderbar, dass nun die folgenden Generationen zeitlebens lange Schwänze tragen?

Gerade so verhalten sich die Seitenorgane. Fällt der äussere Grund, der sie vernichtete, das Landleben, weg, so können sie sich wieder dauernd erhalten.

Die ganze Erscheinung hat also mit dem Dollo'schen Gesetz von der Unumkehrbarkeit der Entwicklung überhaupt nichts zu schaffen.

(Natürlich ist es nicht der direkte Einfluss der Trockenheit, der die Organe zum Schwinden bringt. Ihre Rückbildung ist erblich festgelegt, sie tritt auch ein, wenn ein Individuum gezwungen wird, im Wasser zu verbleiben. Aber diese erbliche Fixierung richtet sich genau nach der Lebensweise und ihre Wirkung ist die gleiche, wie es der direkte Einfluss des Landes sein würde.)

3. Abschnitt.

DIE SEITENORGANE VON SALAMANDRA ATRA LAUR., IHR VERHALTEN BEI AMPHIBIENLARVEN, DIE NIE INS WASSER GELANGEN, UND IHRE RÜCKBILDUNG.

A. EIGNUNG VON SALAMANDRA ATRA LAUR. FÜR DIE UNTERSUCHUNG DIESER FRAGEN. MATERIAL UND TECHNIK.

Eignung von Salamandra atra Laur. für die Untersuchung.

Zuerst einige Worte über die Biologie des Alpensalamanders:

Salamandra atra Laur. lebt zu keiner Zeit ihres Lebens im Wasser, sie ist ein vollständiges Landtier geworden. Es entwickeln sich in der Regel zwei Junge, eins in jedem Uterus. Diese wachsen zuerst auf Kosten ihres Dottersacks, dann fressen sie den Brei, der dadurch entsteht, dass sich von den etwa 40 Eiern in jedem Uterus gewöhnlich nur eins weiterentwickelt, während die andern bald zerfliessen, und schliesslich ernähren sie sich auf osmotischem Weg, indem sich ihre riesig entwickelten Kiemen innig der Uterus-

wand anschmiegen. Zuletzt bilden sich die Kiemen zurück. Sie sind bei der Geburt verschwunden.

Die Tragzeit ist je nach den klimatischen Verhältnissen des Wohnortes verschieden. Dort, wo ich sammelte, kommen die Jungen im dritten Sommer zur Welt. Das lässt sich daraus schliessen, dass man unmittelbar nach dem Winterschlaf Larven mittlerer Grösse, deren Entwicklung im letzten Jahr begonnen haben muss, und ganz grosse, um ein Jahr ältere, die also schon im dritten Jahr stehen, findet.

Salamandra atra mit ihrer dreijährigen Tragzeit eignet sich also ausgezeichnet für die Untersuchung der Frage, ob auch Amphibienlarven, die überhaupt nie ins Wasser gelangen, Seitenorgane besitzen.

Und da das der Fall ist, so ist der Alpensalamander mit seinen schönen und grossen Zellelementen auch ein geeignetes Objekt zum Studium der Rückbildung der Seitenorgane.

Material.

Ich sammelte das nötige Salamandra-atra-Material hauptsächlich in den Tälern der Kantone Glarus und St. Gallen, die sich um den Mürtschenstock gruppieren. Bei Regenwetter kriechen die Tiere zahlreich auf der Weide und im Wald umher oder sie halten sich unter Steinplatten auf, wo sie ebenfalls leicht aufzufinden sind. Bei schönem Wetter ziehen sie sich tief in die Klüfte zurück und sind dann kaum erhältlich.

Zum Vergleich wurden auch die andern einheimischen Amphibien, *Salamandra maculosa* Laur., *Triton, Rana, Bufo, Hyla, Alytes* und *Bombinator,* untersucht.

Technik.

Die Seitenorgane schrumpfen ausserordentlich leicht. Chloroformiert man die Tiere, so findet man an ihrer Stelle nur noch Löcher mit einigen verquollenen Zelltrümmern. Auch die übrige Epidermis wird schwer geschädigt. Einzig das Töten durch Dekapitieren liefert einwandfreie Resultate.

Die gewöhnlichen Sublimatgemische sind zur Fixierung nur mit grosser Vorsicht anwendbar, fast immer treten bedeutende Schrumpfungen auf.

Tadellos fixieren dagegen Gemische mit Osmiumsäure, speziell die Flemmingsche Lösung. Diese hat allerdings den Nachteil, dass die Epidermis so spröde wird, dass beim Herstellen der Schnitte fast immer Risse entstehen. Doch schaden diese, da sofort als Kunstprodukte erkennbar, nicht viel.

Die besten Färbungen wurden mit Safranin und Eisenhämatoxylin nach Heidenhain erzielt. Je nach Stärke und Art der Differenzierung erhält man mit letzterer Färbungen des Kerns, der Zellgrenzen, des Plasmas, der Sinneshaare usw. Eine reine Kernfärbung ist nur durch Differenzierung mit Pikrinsäure, nicht aber mit Eisenalaun erhältlich.

Als Plasmafärbung wurde besonders Eosin, Pikrinsäure und Lichtgrün verwendet.

Sehr nützlich war die Entpigmentierung ganzer Objekte oder aufgezogener Schnitte durch naszierendes Chlor. Durch sie werden die Osmiumniederschläge und das natürliche Pigment entfernt und ausserdem beeinflusst sie die Färbbarkeit der Kerne sehr günstig. Gut fixiertes Material wird dadurch in keiner Weise beschädigt.

B. DIE ENTWICKLUNG DER SEITENORGANE VON SALAMANDRA ATRA LAUR.

Einleitung.

Wenn eine Amphibienlarve ihre frühe Entwicklung auf dem Lande durchmacht und erst später ins Wasser gelangt, so wird die Entwicklung des Seitenorgansystems dadurch in keiner Weise beeinflusst. Das zeigt sich bei *Salamandra maculosa* (72), *Alytes, Pipa* (89) und *Ichthyophis* (132).

Doch darüber, wie sich die Seitenorgane verhalten, wenn weder die Larve, noch das erwachsene Tier je das Wasser betritt, existieren in der Literatur nur kurze, beiläufige Bemerkungen.

Die Larve von *Hypogeophis* soll Seitenorgane besitzen, die ähnlich wie bei *Ichthyophis* gebaut sind, aber später sichtbar werden und früher wieder verschwinden.

Bei *Typhlonectes* sollen schon der ältern Larve im Uterus die Seitenorgane fehlen.

Der Salamander *Plethodon* lebt fast reptilartig auf dem Lande und entwickelt sich auch dort. Ältern Embryonen sollen Seitenorgane fehlen (66).

An einer 3 cm langen Larve von *Salamandra atra* will MALBRANC (89) die Seitenorgane bei äusserlicher Untersuchung gefunden haben. Doch kann man auf diese Weise Hautdrüsen und Seitenorgane nicht unterscheiden. Am Rumpf sind überhaupt nur jene, die MALBRANC offenbar als Seitenorgane beschrieben hat, sichtbar. Hingegen hat PINKUS (118) eine Radix dorsalis lineae lateralis VII aufgefunden und dadurch sicher bewiesen, dass der Alpensalamander ein Seitenorgansystem besitzt.

Wo man bei Formen, die nie ins Wasser gelangen, vergeblich nach Seitenorganen suchte, sind nur ältere Larven untersucht worden. Wo man dagegen auch frühe Stadien berücksichtigte, ist das Seitenorgansystem noch immer gefunden worden. Man darf deshalb als sicher annehmen, dess es bei allen Amphibien embryonal angelegt wird.

Über den histologischen Bau solcher Seitenorgane, die nie ins Wasser gelangen, ist nichts bekannt. Um diese Lücke auszufüllen, habe ich ihre Entwicklung bei *Salamandra atra* Laur. untersucht.

Der histologische Bau der Seitenorgane.

Wenn der Embryo eine Länge von etwa 10 mm erreicht hat, ist die frühe Entwicklung des Seitenorgansystems einigermassen abgeschlossen.

Nun beginnt die eigentliche Entwicklung der Seitenorgane, die in der gewohnten Weise vor sich geht. Nur fällt ihr langsames Tempo, verglichen mit entsprechenden Stadien anderer Urodelen, auf. Noch bei einer 29 mm langen Larve fanden sich einzelne von der Oberfläche abgeschlossene Organe.

Fig. 44 zeigt ein solches Organ.

Man sieht die zweischichtige, aussen von einem Cuticularsaum bedeckte Larvenepidermis. In ihr liegt das knospenförmige Seitenorgan, für das auf diesem Stadium die im Vergleich zur Höhe enorme Breite charakteristisch ist. Sie hängt natürlich mit der geringen Höhe der Epidermis zusammen, die es dem Organ verunmöglicht, sich in einer andern Richtung auszudehnen.

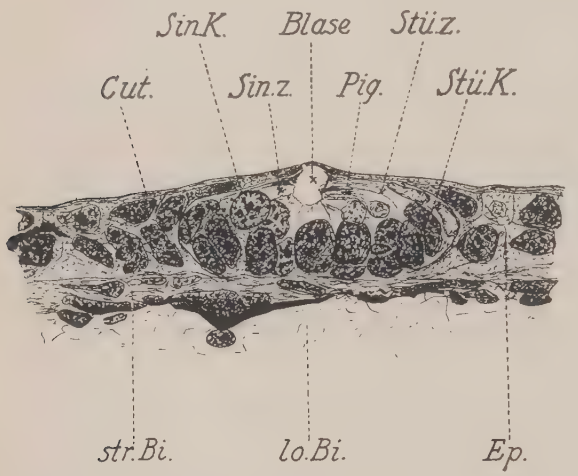

Fig. 44. *Salamandra-atra*-Larve 29 mm. Seitenorgan, das sich noch nicht nach aussen geöffnet hat. Fix.: Sublimat. Färb.: Hämalaun-Eosin. Vergr. 400 mal.

Es lassen sich Stütz- und Sinneszellen unterscheiden. Die Kerne der Stützzellen liegen basal. Auch sie besitzen eine im Verhältnis zur Höhe viel zu grosse Breite und sind deshalb nicht lang und schlank, sondern plump und gedrungen. Ihr Querschnitt ist in der Regel annähernd rechteckig oder quadratisch. Sie können deshalb nicht mit den kugeligen Kernen der Sinneszellen verwechselt werden, von denen sie sich auch durch ein dichteres, stärker färbbares Kerngerüst unterscheiden. Typisch für *Salamandra atra* ist auf diesem Stadium eine kräftige Pigmentierung des distalen Endes der Stützzellen.

Die Kerne der Sinneszellen sind kugelig. Sie bilden gegenüber der basalen eine zweite, höher gelegene Kernschicht. Die breite, plattgedrückte Form des Organs bedingt es, dass in seinem Zentrum keine Sinneszellen liegen können, denn sie haben dort keinen Platz. Sie ordnen sich deshalb kranzförmig an der Peripherie an. Darum liegt im zentralen Querschnitt rechts und links eine Gruppe von Kernen der Sinneszellen. (Auf Fig. 44 links und rechts je zwei Kerne, rechts ganz peripher angeschnitten.) Im vorhergehenden und folgenden Schnitt ist schon eine vollständige Reihe von Kernen vorhanden. Die Sinneshaare fehlen auf diesem Stadium noch.

Besonders bezeichnend ist, dass der Gipfel des Organs jetzt noch in einer kugeligen Blase eingeschlossen ist. Ihre distale, den Abschluss nach aussen bildende Wand wird durch die Cuticula der Epidermis geliefert. Sie ist stark pigmentiert und ihre Mutterzellen sind abgeplattet. Die proximale Wandung der Blase wird durch die Gipfel der Stütz- und Sinneszellen gebildet.

Dort, wo das Organ liegt, ist die Epidermis kaum wahrnehmbar nach aussen vorgebuchtet und der geradlinige Verlauf der Basalmembran ist überhaupt nicht gestört.

Der Seitennerv liegt so tief im Bindegewebe, dass er in den Figuren nicht sichtbar ist. Auf günstigen Schnitten sieht man Nervenfasern zur Knospe aufsteigen und sich in ihr verteilen.

Der nächste Schritt der Entwicklung ist nun die Öffnung des Organs nach aussen, die schon bei jüngern Larven als der beschriebenen eintreten kann.

Fig. 45 zeigt ein solches Organ.

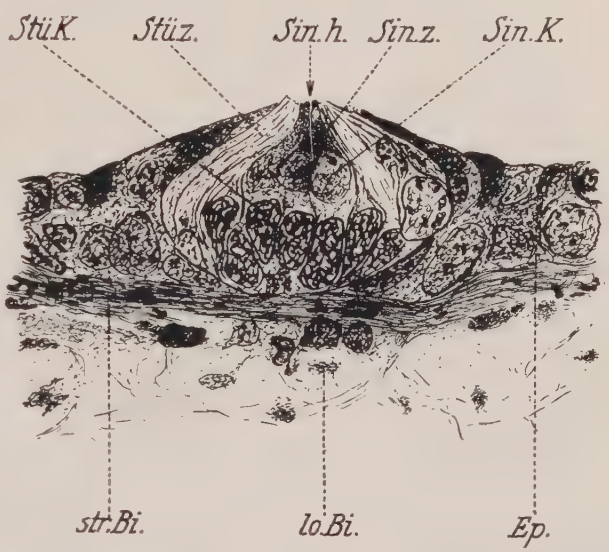

Fig. 45. *Salamandra-atra*-Larve 37 mm. Fertig entwickeltes junges Seitenorgan. Fix.: Flemming. Färb.: Eisenhämatox. Vergr. 572 mal.

Es hat nun die charakteristische Seitenorgan-Gestalt erhalten.

Die Länge der Stützzellen hat zugenommen und dadurch ragt das Organ beträchtlich nach aussen vor, wobei es auch die Zellen der allgemeinen Epidermis, von denen es teilweise bedeckt wird, mithebt.

Die grössere Höhe des Organs erlaubt nun den Sinneszellen, sich im Zentrum zu einem kompakten Haufen zusammenzuschliessen, der rings von Stützzellen umgeben wird. Ganz deutlich ist nun die Schicht der Stütz- und Sinneszellen-Kerne zu unterscheiden. An der Sinneszelle lässt sich ein nach aussen ragender, geschwärzter Stift, das Sinneshaar, darauf eine helle Plasmapartie, dann das dunkler gefärbte Zellplasma unterscheiden.

Die mit der Aussenwelt in Berührung stehenden Zellgipfel bilden einen ganz flachen Krater, in dessen Grund die Sinneshaare stehen und auf dessen Rand als Sekret der Stützzellen ein ähnlicher hyaliner Zylinder wie bei andern Urodelen vorzukommen scheint.

Gegen das Corium wölbt sich das Organ auch jetzt noch höchstens in Spuren vor.

Es unterscheidet sich kaum von den Seitenorganen anderer Urodelenlarven im gleichen Stadium, die im Wasser leben. Es ist deshalb nicht daran zu zweifeln, dass es funktionsfähig ist.

Fig. 46 zeigt das Organ einer 52 mm langen Larve. Sie steht kurz vor der Geburt, zeigt aber noch keine Zeichen der Metamorphose, die sich im Schwund der Kiemen und in der Rückbildung der Seitenorgane äussert.

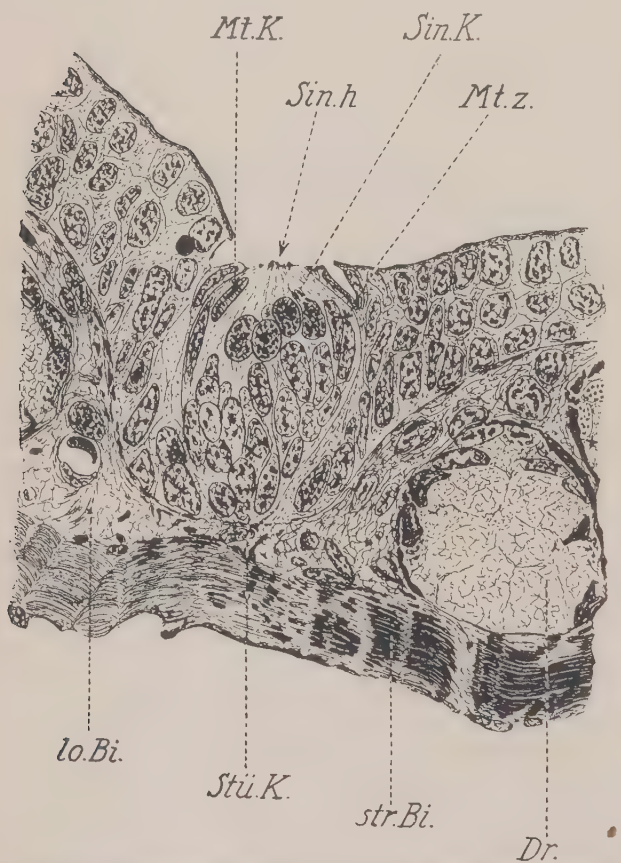

Fig. 46. *Salamandra-atra*-Larve 52 mm. Stark entwickeltes, mit der Basis ins Corium versenktes Seitenorgan. Fix.: Flemming. Färb.: Eisenhämatox.-Pikrinsäure. Vergr. ca. 400 mal.

Die Epidermis hat sich verdickt und ist mehrschichtig geworden. Charakteristisch ist das beinahe vollständige Fehlen der Leydig'schen Zellen. *Salamandra atra* unterscheidet sich dadurch auf den ersten Blick von *Salamandra maculosa*, deren Larvenhaut an manchen Stellen mit diesen Zellen so vollgepfropft ist, dass die unveränderten Epidermiselemente kaum mehr zu erkennen sind. Der Mangel dieser Zellen ist offenbar eine Anpassung an das Leben im Uterus, wo es unnötig ist, die Haut ständig feucht und schleimig zu erhalten.

Die mehrzelligen Drüsen, die schon stark entwickelt sind, haben die Epidermis von der Schicht straffen Bindegewebes, der sie vordem auflag, abgehoben.

War für das Stadium der Fig. 45 das Vorragen des Organs nach aussen bezeichnend, so ist jetzt die Versenkung seiner Basis ins Bindegewebe charakteristisch. Eine solche findet sich sonst nur bei Formen mit zeitlebens sich erhaltenden Seitenorganen nach der Metamorphose. Sie fehlt deshalb auch (oder ist nur in Spuren angedeutet) bei allen phaneroglossen Anuren (Fig. 41—42; Fig. 52—55), ja, sogar bei den Seitenorganen der erwachsenen Unke (Fig. 43).

Glich also das Organ der Fig. 45 den Seitenorganen irgendeiner *Triton*-Larve, so stimmt jetzt das Organ der Fig. 46 mit den Seitenorganen eines erwachsenen *Triton* zur Zeit des Wasserlebens überein, wo ebenfalls der Gipfel des Organs im Niveau der Epidermisoberfläche liegt, die Basis dagegen ins Corium versenkt ist. (Das *Triton*-Organ ist allerdings noch stärker entwickelt. Es ist grösser, besitzt an seiner Basis grosse Blutlakunen, es fehlt dort dem Bindegewebe das Pigment usw.)

Eine vergleichende Betrachtung der Amphibien, die solch versenkte Organe besitzen, im Gegensatz zu jenen, wo sie oberflächlich bleiben, zeigt, dass diese Bildung nur bei stark funktionierenden Seitenorganen auftritt.

Die Gesamtform des Seitenorgans von *Salamandra atra* ist nun nicht mehr knospen-, sondern eher keulenförmig. Die Stelle, wo es dem Corium aufsitzt, besitzt nur noch eine kleine Fläche und ausserdem ist der ganze untere Teil des Organs verschmälert. Dadurch werden die Stützzellenkerne gezwungen, sich mehrreihig anzuordnen, bis sie schliesslich, dicht gedrängt, etwa drei Viertel der Gesamthöhe des Organs einnehmen.

Oben besitzt das Organ dagegen seine natürliche Breite. Die Sinneszellen haben sich im Vergleich mit dem Stadium der Fig. 45 nicht verändert, nur sind sie in der Knospe weiter nach oben gerückt.

Deckzellen, wie sie die erwachsenen Urodelen besitzen, d. h. Zellen der allgemeinen Epidermis, die sich dem Organ innig anlegen und sich dabei abplatten, sind beim Alpensalamander nicht deutlich zu erkennen.

Hingegen bilden peripher gelegene Stützzellen eine Hülle um die Knospe. Ich nenne sie deshalb Mantelzellen. Ihre Kerne sind gleichmässig über die ganze Peripherie verteilt, also nicht wie die der eigentlichen Stützzellen an die Basis des Organs gebunden.

Noch immer besitzt das Organ Sinneshaare und nach wie vor wird es von Nerven versorgt. Beide Gebilde werden bei Eisenhämatoxylinfärbung oft geschwärzt und sind dann sehr deutlich sichtbar.

Während des ganzen Larvenlebens findet man also keine Spur von Rückbildung der einzelnen Seitenorgane. Bis zum Eintritt der Metamorphose entwickeln sie sich ständig und ungestört weiter.

Die topographische Verteilung der Seitenorgane.

Durch Oberflächenbetrachtung lässt sich kaum etwas über die Verteilung der Seitenorgane feststellen. Am Rumpf sind sie überhaupt nicht sichtbar und in der Kopfregion läuft man beständig Gefahr, sie mit Hautdrüsen zu verwechseln. Nur bei ganz jungen Larven und Embryonen liegen die Verhältnisse etwas günstiger. Sichere Resultate habe ich aber nur durch histologische Untersuchung und Rekonstruktion von Schnittserien erhalten können.

Die Supraorbitallinie besitzt den gewohnten Verlauf. Grösstenteils bleibt sie streng einreihig und beweist dadurch, dass sie nur aus den

durch Zerfall des ausgewucherten Zellstreifens entstandenen primären Seitenorganen besteht und dass weitere Teilungen nicht stattgefunden haben. Nur vor der Augenöffnung stehen längs einer ganz kurzen Strecke zwei bis drei Organe nebeneinander, bleiben aber von der Infraorbitallinie weit getrennt. Rostral von der Nasenöffnung biegt die Linie zuerst etwas lateralwärts ab und erreicht den Kieferrand. Dann biegt sie nach innen um und zieht diesem parallel bis gegen die Mediane.

Bei einer 30 mm langen Larve bestand die Supraorbitallinie rechts aus 15, links aus 18 Organen.

Die Infraorbitallinie verläuft ebenfalls typisch. Hinter dem Auge ist sie streng einreihig. Unter und vor diesem wird sie breiter, so dass zwei bis drei Organe nebeneinander stehen. Deren Anordnung ist aber regellos, es kommt nicht zur Ausbildung von Gruppen oder Parallelreihen. Die Linie endet stark verbreitert in der Gegend der Nasenöffnung.

Bei einer 30 mm langen Larve waren rechts 19, links 22 Organe vorhanden.

Das hyomandibulare Liniensystem besteht aus den gewohnten Teilen. Es ist überall einreihig. Besonders schön sind auf dem Unterkiefer die Gular- und Orallinie ausgeprägt. In einem einzigen Fall habe ich dort zwei zusammenhängende Organe gefunden, die ein Teilungsstadium darstellen könnten. Da sie aber das vorderste Ende der Linie bilden, so ist es wahrscheinlicher, dass sie durch unvollständige Zerteilung des hier gestauten Bildungsmaterials entstanden sind.

Occipitale Seitenorgane finden sich in der gewohnten Weise.

Die drei Rumpfseitenlinien sind ebenfalls vorhanden. Sie sind einreihig und ihre Organe stehen weit auseinander. Besonders die obere und untere sind recht schwach entwickelt. Auf dem Schwanze liegen nie Seitenorgane, er wird von ihnen überhaupt nicht erreicht. Die Seitenlinien lassen sich nur etwa bis in die Mitte des Rumpfes verfolgen, dort werden die Organe seltener und seltener. Schliesslich enden die Linien, ohne je die Höhe der Hinterextremitäten erreicht zu haben. Dieses Verhalten ist natürlich eine Rückbildungserscheinung. Es ist von allen Amphibien allein bei *Salamandra atra* bekannt.

Schlussbetrachtung.

Über die Entwicklung der Seitenorgane von *Salamandra atra* Laur. ist also folgendes ermittelt worden:

1. Die frühe Entwicklung verläuft in gewohnter Weise.

2. Die Organe mittelgrosser Larven stimmen in allem mit denjenigen freilebender Urodelenlarven überein.

3. Die Organe kurz vor der Metamorphose nähern sich dagegen durch die Versenkung ihrer Basis ins Bindegewebe den Seitenorganen erwachsener

Tritonen zur Zeit des Wasseraufenthaltes. Sie besitzen eine eigentümliche Keulengestalt, indem ihre Basis stielförmig verschmälert ist.

4. Es lässt sich eine fortschreitende Entwicklung des Einzelorgans durch das ganze Larvenleben hindurch feststellen, von Rückbildung findet sich keine Spur.

5. Die Sinneslinien sind fast alle einreihig, Gruppenstellung der Organe fehlt. Das Seitenorgansystem ist also schwach entwickelt.

6. Es sind die für alle Urodelen typischen Sinneslinien vorhanden. Die mittlere Rumpfseitenlinie erstreckt sich nur bis in die Nähe der Hinterbeine, ein Verhalten, das bisher bei keinem Amphibium beobachtet wurde.

Im Vergleich mit demjenigen anderer Urodelen ist das Seitenorgansystem von *Salamandra atra* schwach entwickelt. Das äussert sich in der geringen Zahl von Organen, darin, dass man keine Organe in Teilung findet, im Fehlen der Gruppen und in der geringen Ausbildung der Rumpfseitenlinien.

Hingegen zeigt das einzelne Seitenorgan keine Spuren mangelhafter Ausbildung. Es wird in der gewohnten Weise innerviert, es besitzt Sinneshaare und wahrscheinlich sogar einen Gallertzylinder. An seiner Funktionsfähigkeit kann nicht gezweifelt werden.

Das ist nicht sehr erstaunlich, wenn man bedenkt, dass es sogar gelungen ist, aus dem Uterus entnommene Larven ans Wasserleben zu gewöhnen, ja sogar das Muttertier zu zwingen, erst mittelgrosse Larven ins Wasser abzusetzen. Das ist nur möglich, weil der ganze Bau der Larvenepidermis noch fürs Wasserleben eingerichtet ist (immerhin sind die Leydig'schen Zellen bei gewöhnlichen *Salamandra-atra*-Larven selten, es wäre interessant, festzustellen, ob sie bei Wasserlarven des Alpensalamanders wieder auftreten), und dazu gehört auch der Besitz eines Seitenorgan-Systems.

Es muss angenommen werden, dass die Seitenorgane auch im Uterus noch funktionieren. Die Uterusflüssigkeit und der Dotterbrei werden an Stelle des freien Wassers treten, wenn sie es auch, wie die schwache Ausbildung des Systems beweist, nicht ganz zu ersetzen vermögen.

Es scheint mir nicht unwahrscheinlich, dass sich das Seitenorgansystem anderer viviparer Amphibien gleich verhält.

Ob es sich dagegen bei Formen wie *Autodax* und *Plethodon*, wo sich die Jungen in Eihüllen auf dem Lande entwickeln, auch in dieser Weise ausbildet, kann ich nicht entscheiden.

C. DIE RÜCKBILDUNG DER SEITENORGANE VON SALAMANDRA ATRA LAUR. UND EINIGEN ANDERN AMPHIBIEN.

Einleitung.

Schon MALBRANC (89) macht auf die auch für *Salamandra atra* zutreffende Erscheinung aufmerksam, dass bei den Amphibien während des ganzen Larvenlebens keine Rückbildung der Seitenorgane stattfindet. Nach der Metamorphose sind sie dann plötzlich verschwunden. Untersucht wurde diese Erscheinung lange nicht. Noch 1895 erklärte KINGSBURY (66), dass über die Rückbildung der Seitenorgane nichts bekannt sei.

Dann erschien die Arbeit MAURERS (92), der sich bis heute als einziger kurz mit der Rückbildung der Seitenorgane beschäftigt hat, und zwar bei *Rana, Megalobatrachus maximus* Schl., *Triton* und *Salamandra maculosa* Laur.

Bei *Rana* werden Sinnes- und Stützzellen zur Zeit der Metamorphose ausgestossen. Die Lücken, die auf diese Weise in der Epidermis entstehen, schliessen sich, indem die benachbarten Epidermiszellen zu wuchern beginnen. Die damit im Zusammenhang stehende Bildung der Perlorgane wird im vierten Teil beschrieben.

Megalobatrachus maximus Schl. besitzt, meist in der Nähe der Stellen, wo Seitenorgane liegen, schlanke Coriumpapillen, die bis zum Stratum corneum aufsteigen können. Über ihnen enthält die Epidermis oft Brocken abgestorbener Zellen. MAURER glaubt, hier die Stellen, wo Hautsinnesorgane ausgestossen wurden, vor sich zu haben. Die Zellbrocken sollen ihre letzten Reste darstellen.

Das Verhalten der Seitenorgane der Tritonen zur Zeit des Landlebens ist im vorigen Abschnitt beschrieben worden. Nicht alle Organe gelangen im Frühjahr wieder zur Funktion. Manche verhornen gänzlich und werden dann ausgestossen. Die so entstehende Lücke schliesst sich bald.

Auch die Seitenorgane von *Salamandra maculosa* Laur. werden in der Metamorphose abgestossen. Ein Haufen stark färbbarer Zellkerne bezeichnet noch eine Weile die Stelle, wo die Zellen der Umgebung die entstandene Lücke geschlossen haben.

PHISALIX (116) gibt an, dass bei *Salamandra maculosa* Laur. zur Zeit der Metamorphose (freie Übersetzung) „die Seitenorgane verschwinden und die Grübchen, in denen sie lagen, durch die regressive Entwicklung der Sinneszellen in normale Pyramidenzellen ausgefüllt werden". Sie kann aber diese unwahrscheinliche, den Angaben MAURERS widersprechende Behauptung durch keinerlei Beobachtungen stützen.

Die Rückbildung der Seitenorgane von Salamandra atra Laur.

Die Entwicklung der Seitenorgane von *Salamandra atra* ist zu Beginn dieses Abschnittes beschrieben worden. Ich habe auch ihre Rückbildung verfolgt.

Deren erste Stadien sind in Fig. 47—48 dargestellt.

Typisch für ein Seitenorgan kurz vor der Metamorphose ist die Verschmälerung seiner Basis, wodurch die Kerne der Stützzellen zusammengedrängt werden und sich in mehreren Reihen übereinander anordnen. Diese Verschmälerung der Organbasis ist das erste Zeichen der Rückbildung. Je ältere Larven man untersucht, desto deutlicher macht sie sich geltend. Die beiderseitigen Begrenzungslinien der Knospe in der Höhe der Stützzellenkerne werden konkav (Fig. 47). Man erhält den Eindruck, dass auf die Basis des Organs von der Umgebung ein Druck ausgeübt wird.

Fig. 47. *Salamandra-atra*-Larve 48 mm. An der Basis verschmälertes und ins Corium versenktes Seitenorgan. Fix.: Flemming. Färb.: Eisenhämatox. Vergr. 400 mal.

Untersucht man jetzt nicht genau zentral geführte Schnitte (Fig. 48), so scheint das Seitenorgan seine Verbindung mit dem Bindegewebe überhaupt aufgegeben zu haben und nur noch als oberflächlicher Fremdkörper in der Epidermis zu stecken. Dennoch ist immer eine, allerdings oft nur auf einem einzigen Schnitt erkennbare Verbindung mit dem Corium vorhanden.

Weitere Veränderungen treten in den schon erwähnten Mantelzellen auf. Auf jungen Stadien (Fig. 44—45) waren diese nur andeutungsweise vorhanden. Später (Fig. 46) werden sie deutlicher. Sie unterscheiden sich von gewöhnlichen Stützzellen durch ihre mehr in die Länge gezogenen, viel

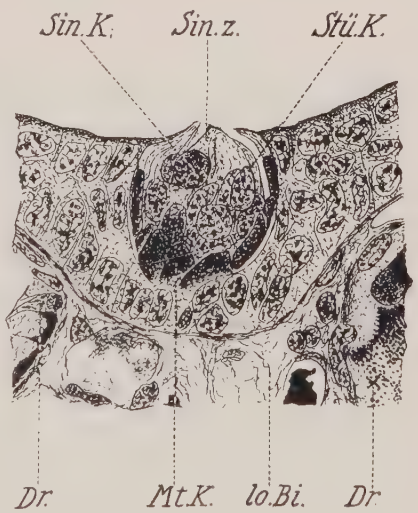

Fig. 48. *Salamandra-atra*-Larve 50 mm. Von abgestorbenen Mantelzellen eingehülltes, kurz vor dem Ausfallen stehendes Seitenorgan. Fix.: Flemming. Färb.: Eisenhämatox. Vergr. 400 mal.

schlankeren Kerne, die immer an der Peripherie des Organs liegen und seine freie Oberfläche erreichen können.

Bei Beginn der Metamorphose degenerieren diese Zellen. Das äussert sich in der ausserordentlich gesteigerten Färbbarkeit ihrer Kerne. In Fig. 46 sind sie in dieser Beziehung kaum von normalen Stützzellenkernen zu unterscheiden, in Fig. 47 sind sie schon deutlich von diesen verschieden. In Fig. 48 sind sie durch Eisenhämatoxylin vollständig geschwärzt, ganz wie die Zellen des Stratum corneum der Epidermis des Erwachsenen. Auf dem etwas schief geführten Schnitt ist dieser Mantel toter, das Organ einhüllender Kerne tangential getroffen.

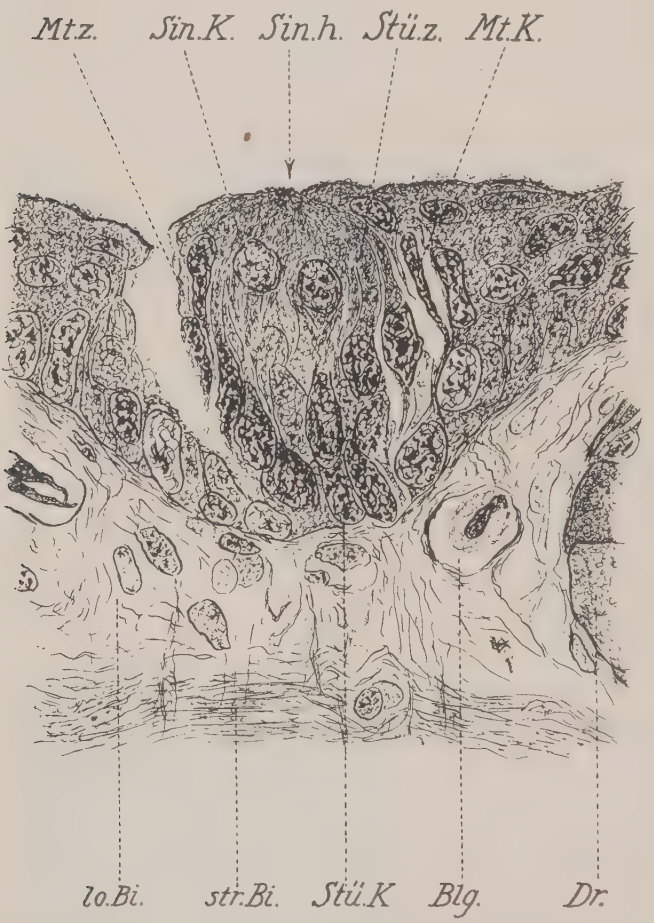

Fig. 49. *Salamandra-atra*-Larve 53 mm unmittelbar vor der Geburt. Sich ablösendes, ausfallendes Seitenorgan. Fix.: Flemming. Färb.: Safranin-Lichtgrün. Vergr. 572 mal.

Das Organ löst sich dort, wo diese Zellen liegen, leicht von der Umgebung. Es ist kaum möglich, auf diesen späten Stadien Schnitte, an denen nicht grössere oder kleinere Spalten in dieser Gegend bestehen, zu erhalten.

Zu der Knospe tretende Nervenfasern finden sich in diesem Stadium nicht mehr. Der tief im Bindegewebe liegende Seitennerv ist wohl noch vorhanden, aber offensichtlich in Zerfall begriffen, denn seine Markscheiden, die auf frühern Stadien als ganz scharfe, schwarze Ringe erschienen, beginnen unregelmässig und undeutlich zu werden.

Fig. 49 zeigt den Moment des Ausfallens eines Seitenorgans. Er tritt frühestens bei Larven mit weitgehend rückgebildeten Kiemen und (schon bei

äusserlicher Betrachtung) stark drüsiger Haut, die unmittelbar vor der Geburt stehen, in der Hauptsache wohl unmittelbar nach der Geburt, ein.

Das ausfallende Organ haftet nur noch mit seiner schmalen Basis an der Basalmembran. Es hat sich von der Umgebung gelöst. In der Regel liegt die Trennungslinie an der natürlichen Grenze von Organ und Epidermis (Fig. 49, links), doch kommt es auch häufig vor, dass einzelne Mantelzellen sich vom Organ trennen und an der ihnen eigentlich fremden Epidermis haften bleiben (Fig. 49, rechts).

Das Umgekehrte findet am Gipfel des Organs statt. Dieser steht noch immer wie auf Fig. 45—48 nur an einer ganz kleinen Stelle mit der Aussenwelt in natürlicher Verbindung, im übrigen wird er von abgeflachten Zellen der allgemeinen Epidermis bedeckt. Es ist ausgeschlossen, dass das Organ durch diesen kleinen Porus nach aussen abgestossen werden könnte. Es muss deshalb die ganze, hinderliche Epidermisdecke von der Umgebung gewaltsam losreissen. Diese wird zusammen mit dem Organ ausgestossen.

Das Organ fällt also als Ganzes aus, es löst sich nicht etwa in seine einzelnen Zellen auf. Mantelzellen und einzelne gewöhnliche Stützzellen können allerdings abblättern und teilweise in der durch Ausfallen des Organs entstehenden Lücke zurückbleiben, um dann schliesslich einzeln beseitigt zu werden.

Welches ist nun die Kraft, die die Seitenorgane mit der sie bedeckenden Zellkappe von der Umgebung loszureissen vermag?

Gewiss ist es nicht der Vorgang der Häutung, denn mit dem sich ablösenden Stratum corneum kommt das Organ gar nicht in Berührung.

Das Ausfallen hängt vielmehr mit einer Veränderung der Epidermis kurz vor, während und nach der Geburt zusammen. Zu dieser Zeit schrumpfen die grossen, saftreichen Larvenzellen zusammen und dadurch wird die Haut viel dünner als zuvor. Diesen Vorgang vermögen die zum grössten Teil abgestorbenen und teilweise verhornten Seitenorgane nicht mehr mitzumachen. Dadurch entsteht an der Grenze von Epidermis und Organ eine Spannung.

Man findet auf diesem Stadium Bilder, wo man sieht, wie der Gipfel des Organs nach aussen gepresst ist und leicht über die Epidermisoberfläche emporragt, oder, besser ausgedrückt, wo das Organ in seiner ursprünglichen Lage verharrt, während die Epidermis zurückgesunken ist.

Wird dann die Spannung zu stark, so tritt die Trennung ein. Dann erhält man Bilder, wo das noch vorhandene Seitenorgan höher als die Epidermis der Umgebung ist, so dass es nicht mehr in seine Grube passen will.

Fig. 50 zeigt eine Stelle, wo soeben ein Organ ausgefallen ist. Auf der rechten Seite sieht man sehr schön, wie sich das Organ unten reinlich von seiner Umgebung getrennt hat, während es oben genötigt war, die Epidermis abzureissen.

Das Organ besass eine für ältere *Salamandra-atra*-Organe ungewöhnlich

ausgedehnte Basis, so dass der entstehende Epidermisdefekt recht bedeutend ist.

Schliesslich zeigt Fig. 51 die letzten Überreste einer Grube, die durch das Ausfallen eines Seitenorgans entstand. Sie stammt von einem 55 mm langen, also vor kurzem geborenen Jungtier.

Die Höhe der Epidermis hat den ältern Larvenstadien gegenüber stark abgenommen. Zwischen ihren Zellen tritt viel Pigment auf. (Dieses war allerdings auch schon in der Larvenepidermis, wenn auch schwächer entwickelt, vorhanden. Es ist aber auf Fig. 45—50 nicht zu sehen, da die Schnitte entpigmentiert wurden.)

Fig. 50. *Salamandra-atra*-Larve 53 mm. Das gleiche Tier wie Fig. 49. Stelle, wo ein Seitenorgan ausgefallen ist. Fix.: Flemming. Färb.: Eisenhämatox. Vergr. 572 mal.

Seitenorgane fehlen jetzt völlig, an ihre Stelle sind Epidermislücken, wie die in Fig. 51 abgebildete, getreten. Die Lücken haben sich gegenüber Fig. 50 stark verkleinert. Nur in ihrem obern Teil, wo die Schicht der Sinneszellen lag, sind sie noch klaffend. Die Begrenzung dieses Abschnittes ist ähnlich wie das Stratum corneum gebaut. Nach unten werden die Ränder der Grube dann undeutlich. Sie endet nicht etwa dort, wo an ihrem Grund die ersten Kerne liegen, sondern lässt sich noch fast bis zur Basalmembran verfolgen. Der hier liegende Kernhaufen ist es, der die Basis des Seitenorgans zusammenpresste und unterwuchs. Bisweilen findet man hier noch Zelltrümmer, offenbar Überreste der Seitenorgane.

Ein Überrest aus der Zeit, wo das Seitenorgan noch vorhanden war, ist auch, dass die Epidermis sich noch immer gegen das Corium vorbuchtet und dass unter ihr an dieser Stelle die Pigmentschicht fehlt.

Je ältere Tiere man untersucht, desto niedriger werden die Grübchen und desto undeutlicher ihr Vorragen gegen das Bindegewebe.

Die Jungen werden geboren, wenn sie 50—55 mm lang sind. Schon bei einem 57,5 mm langen Tier waren nur noch letzte Spuren der Grübchen zu erkennen. Kurz darauf deutet überhaupt nichts mehr die Stelle an, wo die Seitenorgane lagen.

Die Untersuchungen an *Salamandra atra* Laur. stimmen also darin mit den Angaben MAURERS überein, dass die Seitenorgane nicht etwa in der Epidermis aufgehen, sondern ausgestossen werden. Kontrollserien an *Salamandra maculosa* Laur. ergaben dasselbe Resultat.

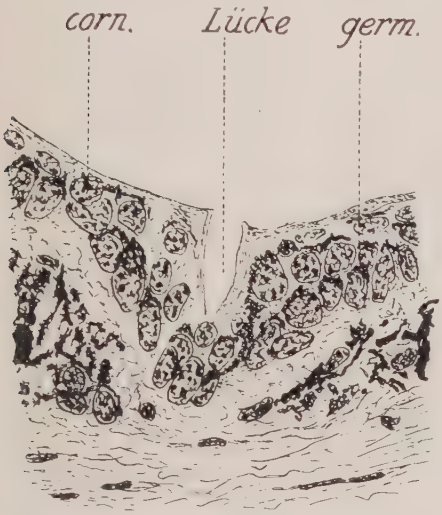

Fig. 51. *Salamandra atra* kurz nach Geburt 55 mm. Lücke an der Stelle, wo ein Seitenorgan ausgefallen ist. Fix.: Sublimat-Eisessig. Färb.: Hämalaun. Vergr. ca. 400 mal.

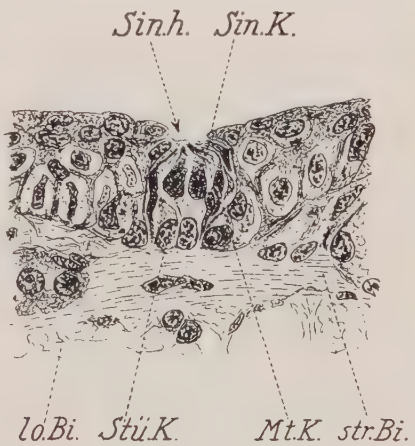

Fig. 52. *Bufo vulgaris* Laur. in Metamorphose, noch mit langem Schwanz. An der Basis verschmälertes, aber sonst noch intaktes Seitenorgan. Vergr. 480 mal.

So könnte man geneigt sein, diese Art der Rückbildung für alle Amphibien anzunehmen. Dass das nicht zutrifft, zeigen mir Kontrollserien durch die Haut von *Alytes* und *Bufo* zur Zeit der Metamorphose.

Die Rückbildung der Seitenorgane von Bufo vulgaris Laur.

Fig. 52 zeigt das Seitenorgan einer Kröte mit langem Schwanz und Larvenmaul, aber den Körperformen des Erwachsenen.

Es lässt sich weitgehend mit dem Organ der Fig. 46 von *Salamandra atra* vergleichen. Beide besitzen einen breiten Sinneszellenabschnitt, eine durch die Umgebung zusammengeschobene Basis mit den Stützzellenkernen und eine Hülle aus farblosen Mantelzellen.

Auffällig ist der enorme Grössenunterschied, der schlagend vor Augen führt, wie stark entwickelt das Seitenorgansystem von *Salamandra atra* ist.

Infolge seiner Kleinheit senkt sich das Organ von *Bufo* nicht ins Bindegewebe ein.

Auf diesem Stadium möchte man ohne weiteres annehmen, dass die Organe der Kröte wie die des Alpensalamanders schliesslich ausfallen. Doch ist das nur teilweise der Fall.

Fig. 53 zeigt das Organ einer Kröte, die nur noch einen kurzen Schwanzstummel besitzt. Es ist in voller Rückbildung und bietet einen nach den Verhältnissen von *Salamandra atra* ganz ungewöhnlichen Anblick dar. Nur noch der Sinneszellenabschnitt ist vorhanden. Er hat sich in der gewohnten Weise von der Umgebung gelöst und fällt auf einem etwas ältern Stadium aus. Zu seiner Entfernung ist hier wegen der Kleinheit kein besonderer Mechanismus notwendig, er kann durch die natürliche, schon in Fig. 52 vorhandene Lücke nach aussen gelangen.

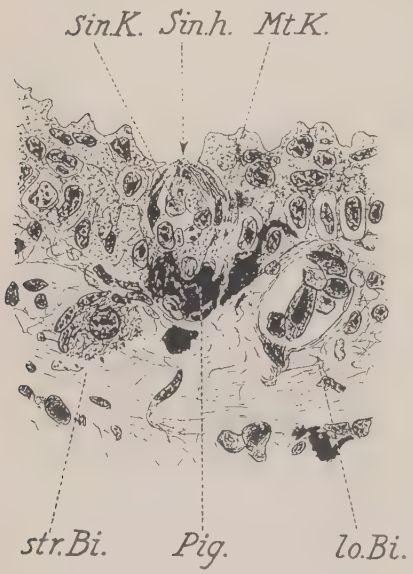

Fig. 53. *Bufo vulgaris* Laur. in Metamorphose, nur noch mit Schwanzstummel. Seitenorgan, dessen proximaler Abschnitt aufgelöst und dessen distaler Teil zum Ausfallen bereit ist. Vergr. 480 mal.

Der Stützzellenabschnitt fällt dagegen nicht aus, sondern er wird von der Umgebung zerquetscht, vernichtet und aufgelöst. Schon in Fig. 52 sieht man auf beiden Seiten des Organs an seiner Basis je einen grossen, lebhaft gefärbten Kern. Seine Zelle enthält Pigment. (Wegen Entpigmentierung in Fig. 52 nicht sichtbar.) Diese Zellen wuchern lebhaft, werden blasig aufgetrieben und häufen immer mehr Pigment an. In Fig. 53 haben sie das Gebiet, wo früher der Stützzellenabschnitt lag, in schwarze Pigmentwolken gehüllt und sich ausserdem gegen das Corium vorgebuchtet.

Anfangs reicht das Seitenorgan durch dieses Gebiet noch bis zur Basalmembran, dann verschwimmen seine Grenzen, man findet nur noch einzelne Kerne und Zelltrümmer und schliesslich verschwinden auch diese. Oft hängt der Sinneszellenabschnitt noch lange mit dem Bindegewebe durch ein feines Fädchen zusammen, oft besitzt er proximal, wo die Stützzellen vernichtet wurden, überhaupt keine Grenze. Es mag sein, dass einzelne Stützzellenkerne nach oben gepresst werden und schliesslich mit dem Sinneszellenabschnitt zusammen ausfallen.

Durch sorgfältige Untersuchung habe ich mich davon überzeugt, dass die Stützzellen wirklich zugrunde gehen und nicht etwa ausfallen oder sich zu Epidermiszellen rückdifferenzieren.

Auf einem spätern Stadium haben sich die Sinneszellen aus ihrer Höhlung nach aussen entleert und diese ist nur dadurch von den durch Entleerung der bei *Bufo* zahlreichen Pigmentblasen entstehenden Löchern zu unterscheiden, dass unter ihr ein gegen das Corium vorgewölbter, stark pigmenthaltiger Epidermisbezirk liegt.

Während also bei *Salamandra atra* das ganze Organ nach aussen abgestossen wird, geschieht das bei *Bufo* nur mit dem Sinneszellenabschnitt, die Stützzellen werden an Ort und Stelle durch die Umgebung aufgelöst und vernichtet.

Die Rückbildung der Seitenorgane von Alytes obstetricans Laur.

Die Seitenorgane der jungen *Alytes*-Larve zeigen nichts Ungewöhnliches. Sie sind etwa wie Fig. 41 gebaut. Doch zur Zeit der Metamorphose zeigt die Epidermis schon beinahe den Bau der Haut des Erwachsenen. Sie ist vielschichtig geworden und wird nach aussen durch ein einschichtiges Stratum corneum begrenzt. Die vielzelligen Drüsen sind stark entwickelt.

Fig. 54 stammt von einem Tier in voller Metamorphose. Seine Beine sind schon gebrauchsfertig, der Schwanz bildet sich zurück und die Mundwinkel weiten sich nach hinten aus.

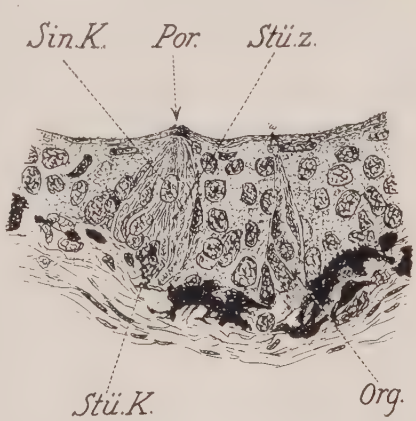

Fig. 54. *Alytes obstetricans* Laur. 19,5 mm. Mitten in Metamorphose. Zwei Seitenorgane, das eine noch einigermassen intakt, das andere schon stark rückgebildet. (In Fig. 54 sind zwei aufeinander folgende Schnitte kombiniert worden.) Vergr. 400 mal.

Die Seitenorgane sind hoch kegelförmig geworden, sie stehen mit der Aussenwelt noch durch einen winzigen Porus in Verbindung, aus dem etwas Gerinnsel, vielleicht die zerfallenen Sinneshaare, vielleicht das Sekret der Stützzellen, hervorragt. Die Gestalt des linken Organs ist noch einigermassen normal. Man kann Stütz- und Sinneszellen unterscheiden und es sitzt mit breiter Basis der Basalmembran auf. Das Organ rechts dagegen ist schlank, stabförmig geworden und seine Zellen scheinen sich in voller Auflösung zu befinden. Dort, wo die Organe sitzen, ist die Epidermis etwas verdickt und ragt gegen das Corium vor.

Die Seitenorgane von *Bufo* und *Salamandra* sind vor der Metamorphose an der Basis verschmälert, an der Spitze verbreitert. *Alytes* verhält sich gerade umgekehrt. Dass ein so gebautes Seitenorgan nicht ausgestossen werden kann, ist selbstverständlich.

Fig. 55 stammt vom gleichen Tier. Der distale Teil des Organs ist geschwunden, er ist nur noch als feiner, verschwommener Gang zwischen den Kernen der Epidermiszellen zu erkennen. Das Organ hat dadurch die Verbindung mit der Aussenwelt verloren. Seine Reste liegen am Grund der Epidermis. Plasma scheint kaum mehr vorhanden zu sein, die Organgrenzen sind geschwunden. Nur wirre Kerntrümmer sind übrig geblieben, unter denen man immerhin noch einzelne Stütz- und Sinneszellenkerne unterscheiden kann. Die Vorwölbung gegen das Bindegewebe besteht nach wie vor.

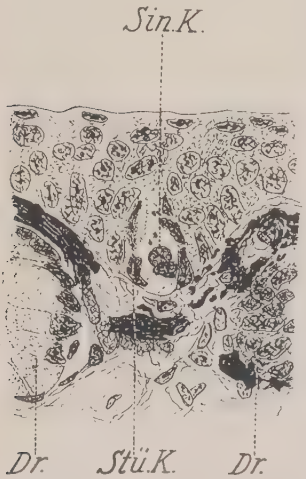

Fig. 55. *Alytes obstetricans* Laur. 19,5 mm. Das gleiche Tier wie Fig. 54. In Auflösung begriffenes Seitenorgan. Vergr. 400 mal.

Fig. 56 zeigt die letzte Spur eines Seitenorgans. Dieses selbst ist zwar vollständig verschwunden, seine Stelle wird von gewöhnlichen Epidermiszellen eingenommen. Aber die Epidermis ist immer noch leicht verdickt und das darunterliegende Bindegewebe zudem drüsenlos.

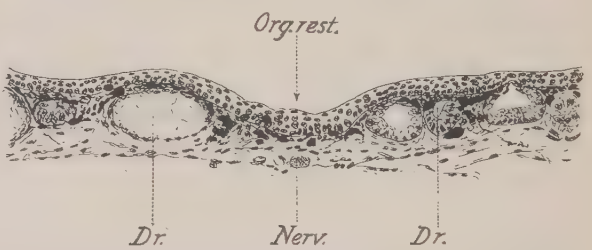

Fig. 56. *Alytes obstetricans* Laur. 19,5 mm. Das gleiche Tier wie Fig. 54—55. Stelle, wo bei der Larve ein Seitenorgan sass. Vergr. ca. 100 mal.

Ähnliche Verdickungen, die keine Beziehungen zu Seitenorganen haben, sind auf dem ganzen Körper zahlreich. Aber die, die ein Seitenorgan ersetzen, liegen über dem noch jetzt erkennbaren Rest des Seitennerven und sind in den für die Seitenorgane bezeichnenden Reihen angeordnet.

Bei einem Tier, das schon etwa zwei Wochen am Land gelebt hatte, waren auch diese letzten Reste verschwunden.

Alytes zeigt also eine eigene, bis jetzt nur von ihm bekannte Art der Rückbildung der Seitenorgane, sie werden von der Umgebung vernichtet und aufgelöst, nicht aber nach aussen abgestossen.

Schlussbetrachtung.

Es lassen sich also drei äusserlich stark verschiedene Arten der Rückbildung der Seitenorgane feststellen:

Bei *Salamandra atra* Laur. und den von MAURER untersuchten Amphibien

werden die Organe nach aussen abgestossen und die Epidermis der Umgebung schliesst die dadurch entstehende Lücke.

Bei *Bufo vulgaris* Laur. wird nur der distale, die Sinneszellen enthaltende Abschnitt der Seitenorgane abgeworfen, der proximale Teil dagegen von der Umgebung zerstört und aufgelöst.

Und bei *Alytes obstetricans* Laur. wird das ganze Organ nach Art des Stützzellenabschnittes bei *Bufo* vernichtet.

Übereinstimmend in allen drei Fällen ist, dass die Knospe abstirbt und beseitigt wird. Nie findet ein Aufgehen in der Epidermis, eine Rückdifferenzierung zu gewöhnlichen Epidermiszellen statt. Die tote Knospe ist ein Fremdkörper; wie dieser beseitigt wird, hängt ganz von den besondern Umständen, der Dicke der Epidermis zur Zeit der Metamorphose, der absoluten Grösse des Organs, seiner Gestalt usw. ab.

Zusammenfassung des III. Teils.

Der III. Teil bildet den Mittelpunkt dieser Arbeit, dem der I. die Grundlagen und der II. weiteres Material zu liefern hatte, während der IV. sich ihm anschliessen wird. Hier werden die Fragen, die der Titel der Arbeit stellt, zu beantworten gesucht.

Das prächtige Parallelbeispiel der Dipnoer macht es wahrscheinlich, dass die oberflächliche Lage der Amphibien-Seitenorgane sekundär, nach Durchlaufen eines Stadiums mit Sinneskanälen, erworben wurde. Die Hochlagerung ist eine Folge des Sumpf- und Schlammlebens, also des Aufenthalts in unmittelbarer Nähe des Landes. Sumpf- und Landleben gehen grenzenlos ineinander über. So ist die Lage der Seitenorgane in der nackten Epidermis die erste Folge des beginnenden Landlebens.

Begeben sich die Amphibien nun ans Land, bleiben aber immerhin noch so stark ans Wasser gebunden, dass sich ihre Seitenorgane erhalten, so können sich diese sekundär tief lagern, was offensichtlich eine Landanpassung zum Schutz gegen Vertrocknung ist. Eine solche Versenkung zeigt z. B. *Triton*, sie wird während des Wasserlebens jeweils rückgängig gemacht.

Die Verlagerungen, die ein solches Amphibien-Seitenorgan in der Phylogenese durchgemacht haben muss, sind:

Primäre Hochlagerung zur Zeit, als das Seitenorgansystem zusammen mit der ganzen Wirbeltier-Organisation entstand.

Primäre Tieflagerung, als das Leben im freien Wasser aufgenommen wurde.

Sekundäre Hochlagerung beim Übergang zum Schlammleben.

Sekundäre Tieflagerung beim Übergang zum Landleben.

Es ist schwer, oft unmöglich, zu entscheiden, ob sich ein Seitenorgan in primärer oder sekundärer Lagerung befindet. So sieht man in den Rinnen des Stegocephalen-Schädels allgemein den Ausdruck einer primären Tieflagerung ihrer Seitenorgane. Mir scheint es wahrscheinlicher, dass sie sich, ganz analog den Gruben der Tritonen, als Landanpassung bildeten, also sekundärer Natur sind.

Bei manchen zeitlebens wasserbewohnenden Amphibien sind die Seitenorgane merkwürdigerweise ganz ähnlich wie die Organe der Tritonen versenkt. Ob das eine Erinnerung an ein ehemaliges Landleben, ein Überrest längst geschwundener Seitenkanäle oder eine Neuerwerbung ist, lässt sich zurzeit nicht entscheiden.

Der Ausbildungsgrad der Seitenorgane entspricht der Abhängigkeit ihrer Träger vom Wasser.

Für die Urodelen war das bekannt, für die Gymnophionen durch Zusammenstellen der Literatur nachzuweisen, bei den Anuren dagegen sollte die Rückbildung der Seitenorgane unabhängig von der Lebensweise zur Zeit der Metamorphose eintreten.

Dass sich die Anuren wie die Urodelen verhalten folgt daraus:

dass alle aglossen Anuren zeitlebens genau ihrer Lebensweise entsprechend entwickelte Seitenorgane besitzen;

dass die phaneroglossen Anuren im allgemeinen dem Wasser so wenig angepasst sind, dass es nicht ihrer Lebensweise entsprechen würde, wenn sie Seitenorgane besässen;

dass der einzige mir zugängliche, stärker ans Wasser angepasste Frosch, die Unke, noch als erwachsen schwach entwickelte Seitenorgane besitzt.

Das Seitenorgansystem kommt potentiell jedem Amphibium während seiner ganzen Lebensdauer zu. Wo es vor Abschluss der Entwicklung schwindet, ist das eine Anpassung an die Lebensbedingungen der betreffenden Art.

Das Bestehen der Seitenorgane beim Erwachsenen hat nichts mit Neotenie zu tun.

Es ist, nach der obigen Auffassung des Seitenorgansystems, keine Umkehrung der Entwicklung, wenn Formen, deren Ahnen als erwachsen keine Seitenorgane trugen, jetzt wieder solche entwickeln, denn das Seitenorgansystem war ja auch bei jenen nicht rudimentär, sondern wurde nur zu einer gewissen Zeit der Entwicklung gewaltsam vernichtet.

Passt sich ein Amphibium so stark dem Landleben an, dass die Seitenorgane funktionslos werden, so bildet sich das ganze System zurück.

Die Rückbildung der Nerven wurde im I. Teil besprochen.

Die Seitenorgane können ausgestossen werden wie in den bisher bekannten Fällen und bei *Salamandra atra*. Sie können durch die Epidermis

zerquetscht, vernichtet und resorbiert werden wie bei *Alytes*. Oder sie können teilweise abgeworfen, teilweise resorbiert werden wie bei *Bufo*.

In allen drei Fällen stirbt das Seitenorgan ab, eine Rückdifferenzierung zu gewöhnlichen Epidermiszellen findet nie statt.

Die Larve von *Salamandra atra*, die als erwachsen keine Seitenorgane besitzt, vivipar und vom Wasser ganz unabhängig ist, trägt Seitenorgane, die zwar nicht sehr stark entwickelt, aber sicher funktionsfähig sind.

Anfangs gleichen sie den Seitenorganen im Wasser lebender Urodelenlarven, dann den Organen erwachsener Urodelen zur Zeit des Wasseraufenthalts.

Sie zeigen eine fortschreitende Entwicklung bis zur Metamorphose, wo sie sich plötzlich zurückbilden.

IV. TEIL.

VON SEITENORGANEN ABLEITBARE ORGANE DER AMNIOTEN UND ERWACHSENEN ANUREN.

Wenn man das Schicksal der Seitenorgane beim Übergang zum Landleben betrachtet, so hat man nicht nur zu untersuchen, wie sie sich innerhalb der Klasse der Amphibien verhalten, sondern es ist auch nachzuforschen, ob sich nicht bei den Amnioten entsprechende Bildungen nachweisen lassen.

An Hypothesen, die solche Homologien festzustellen suchen, sind zu nennen:

Die Ableitung der Säugetier-Haare von Seitenorganen.

Die Ableitung der Säugetier-Milchdrüsen von Seitenorganen.

Die Ableitung der Amphibien- und Reptilien-Tastflecken von Seitenorganen.

Sie sollen im folgenden kurz besprochen werden.

1. Abschnitt.

DIE ABLEITUNG DER SÄUGETIERHAARE VON DEN SEITENORGANEN DER AMPHIBIEN.

(Anhang: *Die Ableitung der Milchdrüsen von den Seitenorganen.*)

A. DIE GRUNDZÜGE DER HYPOTHESE VON DER HOMOLOGIE VON SEITENORGAN UND SÄUGETIERHAAR.

Maurer (91) hat den Bau von Amphibien-Seitenorganen und Säugetierhaaren genau untersucht, beide Gebilde bis in alle Einzelheiten vergleichbar gefunden und die Hypothese aufgestellt, dass sie einander homolog seien.

Bei den Ahnen der Säugetiere, die man sich in manchen Zügen amphibienähnlich zu denken hat, sollen sich beim Übergang zum Landleben die Seitenorgane in Haare verwandelt haben.

MAURERS Argumente lassen sich folgendermassen zusammenfassen:

1. Das Säugetierhaar auf der einen, Reptilienschuppe und Feder auf der andern Seite sind morphologisch ganz verschiedene Gebilde. Irgendeine Ableitung der Haare von Schuppen ist nicht zulässig.

2. Die ersten Entwicklungsstadien von Seitenorgan und Haar stimmen völlig überein. Es bildet sich eine knospenförmige Wucherung in der tiefen Schicht der Epidermis. Dadurch entsteht eine meilerartige Zellgruppe, die sich scharf gegen die Umgebung abgrenzt. Das Corium beteiligt sich an diesen Bildungen nicht. Die äussern Epidermisschichten, die diese Knospen bedecken, können frühzeitig schwinden oder sich noch lange Zeit erhalten, nehmen aber nie an der Bildung der Knospen teil. Anfangs besteht die Anlage nur aus einer Zellenart, die Differenzierung in Stütz- und Sinneszellen fehlt. Aber schon früh entstehen bei den Amphibien die Sinneszellen, und MAURER glaubt, auch in der Haaranlage entsprechende Zellen gefunden zu haben.

3. Zur Zeit der Metamorphose treten an den Seitenorganen Veränderungen auf, die sich mit der Entwicklung der Haaranlagen weitgehend vergleichen lassen.

Die Haaranlage sinkt ins Corium ein. Dabei erhält sich die Epidermisknospe am Grunde des jetzt entstehenden Follikels. Allerdings lassen sich an ihr jetzt keine Sinneszellen mehr feststellen, aber die Stützzellen sind erhalten geblieben und wuchern lebhaft. Dadurch entsteht ein Zellkegel, der das axiale Gebiet des Haarfollikels ausfüllt. Er ist nichts anderes als das junge, nach aussen vorstossende Haar. Dort, wo die Knospe der Basalmembran aufsitzt, bildet sich zu ihrer Ernährung die Haarpapille. Der Haarfollikel steht in der Regel schief in der Haut.

Alle diese bei der Haaranlage geschilderten Bildungen entwickeln sich nun auch an den Seitenorganen mancher Urodelen zur Zeit der Metamorphose, wenn sie das Wasser verlassen. Es bildet sich ein Follikel, indem das Seitenorgan ins Corium sinkt und die umgebende Epidermis mit sich zieht. Die Stützzellen wuchern und dadurch entsteht in der Follikelachse ein ähnlicher Zellkegel wie in der Haaranlage. Es kann sogar ein Schaft verhornter Zellen über die Oberfläche der Epidermis emporragen. Die Sinneszellen bleiben allerdings erhalten, sind aber weniger zahlreich als zu den Zeiten, wo das Seitenorgan in der Oberfläche der Epidermis liegt. An der Basis der Knospe bildet sich oft eine Coriumpapille, die der des Haares direkt vergleichbar ist. Und schliesslich steckt der Knospenfollikel wie das Haar meist schief in der Epidermis.

Die Unterschiede zwischen Haaranlage und eingesenktem Seitenorgan sind also auf diesem Stadium rein quantitativ.

4. In der Haaranlage besitzt die Knospe, die sich an deren Grund erhält, keine spezifische Innervation und dementsprechend fehlen ihr die Sinneszellen. Hingegen wird der Haarfollikel reichlich durch Fasern der allgemeinen Hautsensibilität innerviert.

Das ins Corium versenkte Seitenorgan besitzt dagegen eine doppelte Innervation. Die Sinneszellen werden durch die Spezial-Hautkomponente, der Follikel, wie der Haarfollikel, durch die allgemeine Hautkomponente versorgt.

Der Unterschied zwischen Haar und eingesenktem Seitenorgan besteht also darin, dass nur letzteres spezifische Sinnesnerven besitzt.

5. Man muss annehmen, dass ein solches, in die Tiefe versenktes Seitenorgan durch einen Funktionswechsel zum Haar wurde. Die gewucherten Stützzellen ragten schaftartig über das Niveau der Epidermis empor. Sie wirkten dadurch als Hebel und übertrugen mechanische Reize auf den reich innervierten Knospenfollikel. Jetzt funktionierte das Seitenorgan nicht nur in seiner spezifischen Weise, sondern ausserdem als eine Art Tasthaar. MAURER glaubt, dass auch die Organe gewisser rezenter Urodelen zeitweise in dieser doppelten Art zu funktionieren vermögen.

Durch den Einfluss des Landlebens bildeten sich schliesslich die Sinneszellen mit ihrer Faserkomponente zurück. Aber die Funktion als Tasthaar blieb, da Nerven und Endorgane der allgemeinen Hautsensibilität durch den Milieuwechsel nicht beeinflusst wurden. Damit war die Umwandlung des Seitenorgans zum Haar vollendet.

6. Vergleich des fertigen Haares mit einem Seitenorgan.

(Ich stelle in Form einer Tabelle dar, wie sich MAURER die Homologie der einzelnen Teile von Haar und Seitenorgan denkt.)

Säugetierhaar.	*Versenktes Seitenorgan.*
Bindegewebliche Haarbalgscheiden.	Bindegewebliche Scheiden des Knospenfollikels.
Äussere Wurzelscheide.	Als Knospenfollikel eingesenkte Epidermis.
Innere Wurzelscheide.	Die die wuchernden Stützzellen mantelartig umgebenden Epidermiszellen.
a) Henlesche Schicht.	Fortsetzung des Strat. corn.
b) Huxleysche Schicht.	Fortsetzung des Strat. germ.
Haarcuticula.	Deckzellen der Seitenorgane.
Haarschaftrinde.	Stützzellen der Seitenorgane.
Haarschaftmark.	Ehemalige Sinneszellen?

7. In der topographischen Anordnung von Haaren und Seitenorganen besteht ein starker Gegensatz. Diese stehen immer in bestimmten Linien, jene sind diffus über den ganzen Körper verteilt. Doch stehen die Tasthaare des Kopfes oft ähnlich wie die Seitenorgane in Linien und am Rumpf treten die Haaranlagen oft in auffälligen Längsreihen auf.

Die diffuse Anordnung der Haare ist von der lokalisierten der Seitenorgane in der Weise abzuleiten, dass diese von der Bindung an gewisse Gebiete frei wurden, als der sie innervierende spezifische Nerv schwand. Sie konnten sich nun über die ganze Körperoberfläche verteilen, denn die nun allein benötigte allgemeine Hautsensibilität stand überall zur Verfügung.

8. Das Haar hat die Fähigkeit, sich zu teilen und auf diese Weise Haargruppen zu bilden. Auch die Seitenorgane können sich teilen und bilden auf diese Weise die Seitenorgangruppen, die den Haargruppen entsprechen.

B. DIE STELLUNG DER MAURERSCHEN ZU ANDERN HYPOTHESEN ÜBER DIE PHYLOGENESE DER SÄUGETIERHAARE.

Die MAURER'sche Hypothese hat eine lebhafte Diskussion hervorgerufen und es sind zahlreiche Einwände gegen sie erhoben worden. Doch hat man sie so wenig widerlegen können, wie es gelungen ist, sie streng zu beweisen.

Sie nimmt heute den andern Hypothesen gegenüber etwa folgende Stellung ein:

Ihre Stärke liegt im Vergleich von Haar und Seitenorgan als Einzelgebilde. Da lassen sie sich Punkt für Punkt, sogar in kleinen Einzelheiten, vergleichen, so dass es gekünstelt erscheint, die Homologie abzulehnen und die zahlreichen Übereinstimmungen als zufällige Ähnlichkeiten abzutun. In dieser Beziehung kann keine der andern Hypothesen Gleichwertiges bieten.

Es ist aber die grosse Schwäche der MAURER'schen Hypothese, dass sie keine einwandfreie Erklärung für die total verschiedene topographische Anordnung von Haaren und Seitenorganen zu geben vermag. Das erkennt man besonders deutlich, seit die frühe Ontogenese des Seitenorgansystems, die zur Zeit, als MAURER seine Hypothese aufstellte, nur ungenügend bekannt war, näher untersucht worden ist (z. B. 54).

Wären Seitenorgan und Haar homologe Gebilde, so müssten sie auch aus homologen Anlagen entstehen. Es müssten sich also die Haare aus Zellen, die ursprünglich in der Kopfregion lagen, bilden, wie das für die Seitenorgane im I. Teil geschildert worden ist. Das ist nicht der Fall, sie entstehen aus Zellen der gewöhnlichen Epidermis, die nie eine Verschiebung erfahren haben.

Zur Erklärung dieser total verschiedenen Ontogenese kann MAURER nur die unbefriedigende Annahme machen, dass die Haare eben sekundär das Vermögen erlangt hätten, aus beliebigen Epidermiszellen zu entstehen.

Da einerseits also sehr vieles für die Homologie von Seitenorgan und Haar spricht, dem Vergleich aber anderseits auch sehr grosse Schwierigkeiten entgegenstehen, so ist es vorläufig einigermassen dem subjektiven Ermessen anheimgestellt, ob man MAURER zustimmen will oder nicht. Im letztern Fall wird man eine Hypothese wählen, die (allerdings auf Kosten der Ver-

gleichbarkeit der Einzelorgane) die topographische Lage der Haare zu erklären vermag, wie etwa eine Ableitung der Haare von Reptilien-Tastflecken.

(Eine Besprechung der Versuche, die Haare von andern Gebilden als den Seitenorganen abzuleiten, fällt nicht in den Rahmen dieser Arbeit. Ich kann deshalb auch nicht auf die neuen, interessanten Vergleiche der Haare mit Hautsinnesorganen der Reptilien [z. B. PLATE und PREISS, 121, 126] eingehen.)

Anhang zum 1. Abschnitt:

Die Ableitung der Milchdrüsen der Säugetiere von den Seitenorganen.

BROMAN (13, 14) hat versucht, die Hypothese MAURERS weiter auszubauen, indem er nicht nur die Haare, sondern auch die Milchdrüsen von Seitenorganen ableiten will.

Da er die Sinnesorgane des Seitenliniensystems als Hautdrüsen aufzufassen scheint und da die spärlichen Tatsachen, die er zur Stütze seiner Hypothese anführt, schon längst eine einwandfreie theoretische Deutung ganz anderer Art erfahren haben, so erübrigt sich eine weitere Besprechung.

2. Abschnitt.

DIE ABLEITUNG DER TASTFLECKEN UND TASTFLECKENARTIGEN GEBILDE VON DEN SEITENORGANEN DER AMPHIBIEN.

A. DIE ABLEITUNG DER PERLORGANE DER ANUREN VON DEN SEITENORGANEN DER AMPHIBIEN.

MAURER (92) beschreibt bei jungen Fröschchen sogenannte Perlorgane, die folgendermassen entstehen:

Wenn sich die Seitenorgane rückbilden, so schliessen sich die Lücken, die dadurch in der Epidermis entstanden sind, grösstenteils, ohne eine Spur zu hinterlassen. Nur in der Rücken- und Stirngegend entstehen an ihrer Stelle die Perlorgane. Dort, wo ein solches liegt, ist die Epidermis verdickt, was von einer Vergrösserung ihrer Elemente herrührt. Dadurch wölbt sie sich einerseits gegen das Corium vor, anderseits ragt sie flach kegelförmig nach aussen und ist hier von einer derben Kappe verhornter Zellen bedeckt. Das Perlorgan ist pigmentarm und hebt sich deshalb als heller Fleck ab. Es ist kein Sinnesorgan, sondern entsteht nur an Stelle eines solchen. Hinzutretende Nervenfasern fehlen.

Die Perlorgane bestehen nur kurze Zeit und scheinen dann spurlos zu verschwinden.

B. DIE ABLEITUNG DER TASTFLECKEN DER ANUREN VON DEN SEITENORGANEN DER AMPHIBIEN.

Die Tastflecken der Anuren sind wieder von MAURER (92) in Zusammenhang mit den Seitenorganen gebracht worden. Andere Autoren haben zu dieser Hypothese nichts beigetragen, trotzdem weitere Untersuchungen dringend nötig wären. Dennoch hat sie in die Lehrbücher Eingang gefunden.

Tastflecken finden sich bei unsern einheimischen Fröschen auf der ganzen Dorsalseite des Rumpfes und Kopfes. Auf der Ventralseite fehlen sie. Wichtig ist, dass sie auch über die ganze Länge der Hinterbeine und auf dem Vorderarm vorkommen. Die gleiche Verteilung zeigen die Brunstwarzen (60), die nur eine Modifikation der Tastflecken sind.

Die Epidermis der Tastflecken ist etwas verdickt und deshalb nach aussen und innen leicht vorgebuchtet. Wie bei den Perlorganen entsteht die Verdickung durch eine Vergrösserung der Zellen der mittlern Epidermisschichten. Diese sind ausserdem pigmentarm. Dies und der Mangel der subepidermoidalen Chromatophorenlage bedingt dass blasse Aussehen der Tastflecken.

Die lockere Bindegewebsschicht zwischen Epidermis und straffem Bindegewebe ist verdickt und bildet eine Art saftreichen Polsters, in dem, dicht unter der Basalmembran, die eigentlichen Tastzellen liegen. Sie sind bald kugelig und frei voneinander, bald zusammengepresst und abgeplattet. Ein Nerv der allgemeinen Hautkomponente tritt zu ihnen hin.

Perlorgane und Tastflecken der Anuren zeigen mancherlei Übereinstimmendes und es liegt deshalb nahe, in ihnen homologe Bildungen, vielleicht nur verschiedene Entwicklungsstadien, zu sehen. Immerhin ist nicht zu verkennen, dass sie wenig charakteristische Organe sind und ein Vergleich deshalb von zweifelhaftem Wert ist. Zudem ist der Tastfleck ohne Frage ein Sinnesorgan, das Perlorgan aber kaum mehr als eine gewöhnliche Epidermisnarbe.

Bei der Ableitung seiner Hypothese geht MAURER von der (wie gesagt recht zweifelhaften) Annahme aus, dass beide Gebilde homolog seien. Da er aber bewiesen hat, dass die Perlorgane in engem Zusammenhang mit Seitenorganen stehen, so muss das gleiche auch für die Tastflecken gelten.

Das Perlorgan ist kein Sinnesorgan, da die Sinnesknospe, an deren Stelle es entstanden ist und deren Stützzellen die Tastzellen zu liefern hätten, ja ausgestossen wurde. Eine Umwandlung in Tastflecken findet deshalb nicht statt.

Nach der rein theoretischen Annahme MAURERS entsteht der Tastfleck an der Stelle, wo ein Seitenorgan lag, das nicht ausgestossen wurde. Tatsächlich hat aber noch niemand eine solche Umwandlung beobachten können. Man muss deshalb annehmen, dass das die Grundlage des Tastflecks bildende

Seitenorgan gar nicht zur Ausbildung kommt, sondern an dieser Stelle nur in der Anlage vorhanden ist. Seine Stützzellen, die ja auch bei den ausgebildeten Seitenorganen von Fasern der allgemeinen Hautsensibilität innerviert werden, sollen dann ins Corium sinken und die Tastzellen bilden.

Doch bereitet die verschiedene topographische Lage der Tastflecken und Seitenorgane diesen kühnen Annahmen kaum zu überwindende Schwierigkeiten. Genau das gleiche fand sich ja auch beim Vergleich von Seitenorgan und Haar, und mit den gleichen Argumenten sucht MAURER hier wie dort die Schwierigkeiten zu umgehen.

Wie bei der Ableitung der Haare müsste es möglich sein zu beweisen, dass die Tastflecken aus dem spezifischen Seitenorgan-Zellmaterial, das aus der Kopfregion stammt, entstehen, wenn man ihre Homologie mit Seitenorganen wahrscheinlich machen wollte, und hier wie dort ist das sicher nicht der Fall. MAURER muss deshalb annehmen, die Tastflecken hätten sekundär das Vermögen erlangt, an Körperstellen, wo nie ein Seitenorgan stand, wie z. B. auf den Beinen, aus gewöhnlichen Epidermiszellen zu entstehen.

Aus den angeführten Gründen ist dieser Versuch einer Ableitung der Anuren-Tastflecken von Seitenorganen eine recht gewagte Hypothese, die wenig Wahrscheinlichkeit besitzt. Wenn sie dennoch fast allgemeine Zustimmung gefunden hat, so kommt das nur daher, dass man annimmt, MAURER hätte beobachtet, wie sich aus Perlorganen, die an Stelle von Seitenorganen entstanden, Tastflecken entwickelten. Das hat MAURER aber nie behauptet, nur sind die betreffenden Abschnitte etwas unklar gehalten, so dass man bei oberflächlichem Studium zu dieser falschen Ansicht kommen kann. Der Zusammenhang zwischen Perlorgan und Tastfleck ist also ein rein theoretischer Schluss.

C. DIE ABLEITUNG DER TASTFLECKEN DER REPTILIEN VON DEN SEITENORGANEN DER AMPHIBIEN.

Es ist auf verschiedene Weise versucht worden, die Tastflecken in Zusammenhang mit den Seitenorganen zu bringen. Im folgenden werden die einzelnen Ableitungen kurz besprochen.

Die Ableitung von Leydig (besonders 79 und 80).

LEYDIG ist der Entdecker der Tastflecken der Reptilien. Seine Betrachtungen und Schlüsse auf diesem Gebiet sind aber heute veraltet und sollen nur der Vollständigkeit halber angeführt werden.

Er fasst eine Menge ganz heterogener Organe, wie Endknospen, Geschmacksknospen, Seitenorgane, gewisse Schweissdrüsen, Hautsinnesorgane der Reptilien, Sinnesorgane gewisser Hirudineen und Krebse als Organe eines

sechsten Sinns zusammen. Es sind wohl nur negative Merkmale, die zu dieser Gruppierung führten. Es handelt sich um Organe, deren Bau damals noch ungenügend bekannt war und mit denen man nichts anzufangen wusste.

Die Ableitung von Maurer (92).

Maurers Hypothese schliesst sich an seine Ableitung der Tastflecken der Anuren von Seitenorganen an. Was dort gesagt wurde, gilt also sinngemäss auch für die Tastflecken der Reptilien.

Der Gedankengang ist kurz folgender:

Die Tastflecken der Reptilien entsprechen den Seitenorganen der Amphibien. Das folgt daraus, dass die Tastflecken der Amphibien und Reptilien einander so ähnlich sind, dass man sie als homolog betrachten muss. Da nun die Tastflecken der Anuren aus Seitenorganen entstehen (was aber in keiner Weise bewiesen ist), so müssen auch die Tastflecken der Reptilien in dieser Weise entstanden sein.

Manche Reptilien-Tastflecke sind noch rein epidermal gelegen. Das ist der ursprüngliche Zustand. Die Sinneszellen eines solchen Gebildes sind einem Seitenorgan homolog, d. h. seinen Stützzellen, die schon bei den Amphibien von der allgemeinen Hautsensibilität versorgt werden. Mit dem Seitenorgan-Nervensystem fehlen den Reptilien natürlich auch die Seitenorgan-Sinneszellen.

Meist bleibt der Reptilien-Tastfleck nicht auf dieser Stufe stehen. Es sinken einzelne Zellen ins Corium und bilden dort Tastkörperchen.

Wie schon gesagt, steht und fällt diese Ableitung mit der Annahme oder Ablehnung der Entstehung der Anuren-Tastflecken aus Seitenorganen.

Die Ableitung von Todaro (143).

Im Jahr 1878 beschrieb Todaro in der Haut von *Zamenis gemonensis* Laur. eigentümliche Sinnesknospen. Es sind flaschenförmige Organe, die einer schlanken Coriumpapille aufsitzen. Sie bestehen aus langgestreckten Stütz- und birnförmigen Sinneszellen, die von jenen knospenartig umschlossen werden. Ein Nerv tritt durch die Papille zu den Sinneszellen. Diese verlängern sich oben zu borstenförmigen Haaren, die in den Hals des flaschenartigen Gebildes ragen. Eine Nachuntersuchung dieser Organe hat nicht stattgefunden.

Todaro vergleicht diese Sinnesknospen mit Seitenorganen, denn es finden sich alle Elemente, die in einem solchen vorhanden sind. Die Unterschiede erklären sich alle als Anpassungen an das Landleben. Deshalb sind die Organe in die Tiefe der Epidermis versenkt und ihre Sinneshaare zu hornigen Borsten umgewandelt. Eine Anpassung ist es auch, dass die Knospe mit der Mauserhaut abgeworfen wird und darauf eine Neubildung stattfindet.

So auffällig auch die Ähnlichkeit dieser Knospen mit Seitenorganen ist, so stehen einer Homologisierung doch unüberwindliche Schwierigkeiten, die Todaro seinerzeit noch nicht in ihrer ganzen Grösse erkennen konnte, entgegen. Seitenorgane und Reptilien-Hautsinnesorgane werden durch verschiedene Faserkomponenten versorgt. Um die Homologie beider Organe zu retten, müsste man annehmen, dass die Sinnesknospen von *Zamenis* im Lauf der Phylogenese eine neue Innervation erhalten hätten, was natürlich ausgeschlossen ist.

Gewagt ist es auch, die zarten Sinneshaare der Amphibien mit den derben Borsten von *Zamenis* zu vergleichen.

Ähnliche Knospen wie Todaro hat Schmidt (133—135) bei *Uroplatus* und einigen Geckoniden gefunden. Auch diese zeigen in ihren epithelialen Teilen viel Ähnlichkeit mit Seitenorganen. Doch liegen unter ihnen im Corium noch Tastkörperchen.

Eine Möglichkeit, Seitenorgane und Tastflecken trotz der oben angeführten Schwierigkeiten zu vergleichen, scheint folgende Annahme Schmidts zu gewähren:

Die den Seitenorganen homologen Knospen der Reptilien haben beim Übergang zum Landleben ihre alte Funktion eingebüsst und ihre spezifischen Nerven sind geschwunden. (In der Tat gelang es Schmidt nie, zu der Knospe ziehende Nervenfasern nachzuweisen.) Unter den Knospen liegen immer Tastkörperchen. Das alte Seitenorgan hat nun dadurch eine neue Funktion erhalten, dass es als mechanischer Überträger der Reize auf diese Tastzellen zu funktionieren vermag.

Zusammenfassung des IV. Teils.

Zusammenfassend lässt sich also sagen, dass es nur ganz wenige, spezielle Bildungen der erwachsenen Anuren und der Amnioten sind, für die ein Zusammenhang mit Seitenorganen mehr oder weniger wahrscheinlich ist.

Am besten begründet scheint die interessante, aber noch immer nicht genügend gesicherte Ableitung der Säugetierhaare von Seitenorganen.

Dann besitzen manche Reptilien in ihrer Haut Knospen, deren Ähnlichkeit mit den Seitenorganen der Amphibien so gross ist, dass trotz beinahe unüberwindlicher Schwierigkeiten eines Vergleichs die Verwandtschaft beider doch nicht ganz ausgeschlossen erscheint.

Hingegen besitzt die rein hypothetische Ableitung der Tastflecken von den Seitenorganen nach Maurer (92) geringe Wahrscheinlichkeit.

Die Ableitung der Milchdrüsen von Seitenorganen ist unbegründet.

Die Perlorgane sind die einzigen Gebilde, für die ein Zusammenhang mit Seitenorganen tatsächlich bewiesen ist. Doch besitzen sie als morphologisch bedeutungslose, vergängliche Gebilde wenig Interesse.

Der III. Teil beschäftigte sich mit den speziellen Erscheinungen der Rückbildung der Seitenorgane, wie sie sich bei den Amphibien studieren lassen. Im IV. Teil ist die allgemeine Frage zu beantworten, ob sich die Hautsinnesorgane der eigentlichen Landtiere, der Amnioten, von denen der Wassertiere, den Seitenorganen, ableiten lassen, oder ob sie eine Neuerwerbung des Landlebens darstellen.

Das letztere ist, wenn eine der oben angeführten Hypothesen der Wirklichkeit entsprechen sollte, mit gewissen Einschränkungen, der Fall. Bei der Entstehung des Landtieres muss der ganze, uralte, ausserordentlich charakteristische Apparat der Wasser-Hautsinnesorgane, das Seitenorgansystem, geschwunden sein. An seine Stelle traten neue, dem Landleben entsprechende Bildungen, die Amnioten-Hautsinnesorgane. Dadurch, dass diese keine eigene Faserkomponente und nur wenig ausgesprochene Zentren besitzen und dass sie eine morphologisch uneinheitliche, verschwommene Gruppe von Organen darstellen, stehen sie in starkem Gegensatz zum Seitenorgansystem und beweisen, dass sie ein Neuerwerb sind, der es seines geringen Alters wegen noch nicht zur Ausbildung eigener, charakteristischer Gestaltungstypen gebracht hat.

LITERATURVERZEICHNIS.

1. Allis, E. Ph. The Anatomy and Development of the Lateral Line System in Amia calva. Journ. Morph. Bd. 2. 1888.
2. — The Cranial Muscles and Cranial and first Spinal Nerves in Amia calva. Journ. Morph. Bd. 12. 1896.
3. Arnold, G. A. The Anterior Cranial Nerves of Pipa americana. Bulletin of the Essex Institute. Bd. 25. 1893.
4. Bles, E. J. The Life-History of Xenopus laevis. Transact. R. Soc. Edinb. Bd. 41. 1906.
5. Botezat, E. Phylogenie des Haares der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 47. 1914.
6. Boulenger, G. A. A Synopsis of the Tadpoles of the European Batrachians. Proc. Zool. Soc. London. 1891.
7. — The Tailless Batrachians of Europe. Ray Soc. London. 1897—98.
8. Bowen, Wm. K. Distribution and Structure of the Epidermal Sense Organs in the Tadpoles of Rana clamitans. Michigan Acad. of Sc. Report. Bd. 19. 1917.
9. Bowers, M. The Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of Spelerpes bilineatus. Proc. Americ. Acad. Arts and Scs. Bd. 36. 1900.
10. Brandt, A. Über borstenartige Gebilde bei einem Hai und eine mutmassliche Homologie der Haare und Zähne. Morph. Jahrb. Bd. 18. 1898.
11. — Zur Phylogenie der Säugetierhaare. Biol. Zentralblatt. Bd. 20. 1900.
12. Brauer, A. Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung und Anatomie der Gymnophionen. 2. Die Entwicklung der äussern Form. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 12. 1899.
13. Broman, I. Über rudimentäre Hautorgane beim menschlichen Embryo und die Phylogenese von Milchdrüsen und Tasthaaren. Verhandl. Anat. Ges. Ergänzungsheft zu Bd. 53 Anat. Anz. 1920.

14. — Weitere Argumente für die Abstammung der Milchleiste aus der Seitenlinie. Ebenda. Ergänzungsheft zu Bd. 54. 1921.
15. Bronn, H. G. Die Klassen und Ordnungen des Tierreiches. Bd. 6. 2. Abt. Leipzig und Heidelberg. 1873—78.
16. Bugnion, E. Recherches sur les organes sensitives qui se trouvent dans l'épiderme du Protée et de l'Axolotl. Bull. No. 7 de la Soc. Vaudoise de Sc. Nat. Bd. 12. 1873.
17. Bütschli, O. Vorlesungen über vergleichende Anatomie. 1. Lieferung, Leipzig 1910. 3. Lieferung, Berlin 1921.
18. Calabresi, E. A proposito di speciali appendici sensoriali presenti nella pelle di Xenopus laevis. Monitore Zoologico Italiano. Bd. 35. 1924.
19. Carrière, J. Die postembryonale Entwicklung der Epidermis des Siredon pisciformis. Arch. mikr. Anat. Bd. 24. 1885.
20. Chabanaud, P. Contribution à l'étude de la faune herpétologique de l'Afrique-Occidentale. 2. note. Bulletin du comité d'études historiques et scientifiques de l'Afrique-Occidentale française. 1922.
21. Clapp, C. M. The Lateral Line System of Batrachus tau. Journ. Morph. Bd. 15. 1898.
22. Coggi, A. Le Ampolle di Lorenzini nei Gymnophioni. Monitore Zoologico Italiano. Bd. 16. 1905.
23. Coghill, G. E. The Rami of the fifth Nerve in Amphibia. Journ. Comp. Neur. Bd. 11. 1901.
24. — The Cranial Nerves of Amblystoma tigrinum. Ebenda. Bd. 12. 1902.
25. — The Cranial Nerves of Triton taeniatus. Ebenda. Bd. 16. 1909.
26. Cole, F. I. Observations on the Structure and Morphology of the Cranial Nerves and lateral Sense Organs of Fishes with Special Reference to the Genus Gadus. Transact. Linn. Soc. London. Series 2. Bd. 7, Zoology. 1896—1900.
27. Cope, E. D. The Batrachia of North-America. Bull. U. S. Nat. Mus. Bd. 34. 1889.
28. Dodds, G. S. The Cranial Nerves of one of the Salamanders. (Plethodon glutinosus.) Univers. Colorado Studies. Bd. 3. 1906.
29. Dollo, L. Sur la Phylogénie des Dipneustes. Bull. de la Soc. Belge de Géologie, de Palaeontologie et d'Hydrologie. Bd. 9. 1895.
30. Drüner, L. Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. 1. Teil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 15. 1902.
31. — Über die Muskulatur des Viszeralskeletts der Urodelen. Anat. Anz. Bd. 23. 1903.
32. — Studien zur Anatomie der Zungenbein-, Kiemenbogen- und Kehlkopfmuskulatur der Urodelen. 2. Teil. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 19. 1904.
33. Ehlers, E. Über Lepidosiren paradoxa Fitz. und articulata n. sp. aus Paraguay. Nachr. der K. Ges. der Wissensch. zu Göttingen. 1894.
34. Emery, C. Über die Verhältnisse der Säugetierhaare zu schuppenartigen Hautgebilden. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.
35. Ewart, J. C. The Lateral Sense Organs of Elasmobranchs. Transact. R. Soc. Edinb. Bd. 37. 1891—92.
36. Fernandez, M. Schuppe, Haar und Haarscheibe der Säugetiere. Anat. Anz. Bd. 54. 1921.
37. Fischer, J. G. Amphibiorum nudorum neurologiae specimen primum. Berolini. 1843.
38. — Anatomische Abhandlungen über Perennibranchiaten und Derotremen. Hamburg. 1864.
39. Fish, P. A. The Central Nervous System of Desmognathus fusca. Journ. Morph. Bd. 10. 1895.

40. Fürbringer, K. Notiz über einige Beobachtungen am Dipnoerkopf. Anat. Anz. Bd. 24. 1904.
41. — Beiträge zur Morphologie des Skelettes der Dipnoer. Denkschr. Med. Naturwiss. Ges. Jena. Bd. 4. Semon, zool. Forschungsreisen. 4. Lieferung. Jena. 1904.
42. Gadow, H. Amphibia and Reptiles. London. 1901.
43. Gage, S. H. Life-History of the Vermilion-Spotted Newt. (Diemyctylus viridescens.) American Naturalist. 1891.
44. Gage, S. Ph. The Brain of Diemyctylus viridescens, from Larval to Adult Life and Comparison with the Brain of Amia and Petromyzon. The Wilder Quarter Century Book. 1893.
45. Gaupp, E. Anatomie des Frosches. Braunschweig. 1896.
46. Gegenbaur, C. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Leipzig. 1898.
47. Goeldi, E. A. On the Lepidosiren of the Amazonas. Transact. Zool. Soc. London. Bd. 14. 1898.
48. Goette, A. Die Entwicklungsgeschichte der Unke. Leipzig. 1875.
49. Gogorza, J. Estudio anatomico de la piel del gallipato. (Pleurodeles Waltlii Mich.) Memorias de la real sociedad española de historia natural. Bd. 5. 1909.
50. Greil, A. Über die Entstehung der Kiemenderivate von Ceratodus. Anat. Anz. Ergänzungsheft 1906.
51. — Entwicklungsgeschichte des Kopfes und des Blutgefässystems von Ceratodus. 1. Teil: Gesamtentwicklung bis zum Beginn der Blutzirkulation. 2. Teil: Die epigenetischen Erwerbungen während der Stadien 39—48. Denkschr. Med. Naturwiss. Ges. Jena. Bd. 4. Semon, zool. Forschungsreisen. 6. Lieferung. Jena. 1908. 7. Lieferung. Jena. 1913.
52. Grobbelaar, C. S. Beiträge zu einer anatomischen Monographie von Xenopus laevis. Zeitschr. für gesamte Anat. 1. Abt. Zeitschr. für Anat. und Entwicklungsgesch. Bd. 72. 1924.
53. Grönberg, G. Zur Anatomie der Pipa americana. Verdauungs-, Respirations- und Urogenitalorgane samt Nervensystem. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 7. 1894.
54. Harrison, R. G. Experimentelle Untersuchungen über die Entwicklung der Sinnesorgane der Seitenlinie bei den Amphibien. Arch. mikr. Anat. Bd. 63. 1904.
55. Heilig, K. Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Seitenlinie von Fischen und Amphibien. Arch. für Anat. und Entwicklungsgesch. 1912.
56. Herrick, I. C. The Cranial Nerves of Amblystoma punctatum. Journ. Comp. Neur. Bd. 4. 1894.
57. — The Cranial and first Spinal Nerves of Menidia. Ebenda. Bd. 9. 1899.
58. Hofer, B. Studien über die Hautsinnesorgane der Fische. Berichte aus der K. Bayr. Biol. Versuchsanstalt in München. Stuttgart. 1908.
59. Houssay, F. Études d'embryologie sur les vertébrés. L'Axolotl. Arch. de Zool. exp. et gén. Bd. 8. 1890.
60. Huber, O. Über Brunstwarzen bei Rana temporaria L. Z. wiss. Zool. Bd. 45. 1887.
61. Ishikawa, Ch. Beiträge zur Kenntnis des Riesensalamanders. Proc. of the Department of Nat. Hist. Tokyo Imperial Museum. Bd. 1. 1904.
62. — Über den Riesensalamander Japans Mitteilungen der Deutsch. Ges. für Natur- und Völkerkunde Ostasiens. Bd. 11. 1908.
63. Johnston, J. B. The Morphology of the Vertebrate Head from the Viewpoint of Funktional Division of the Nervous System. Journ. Comp. Neur. Bd. 15. 1905.
64. Keibel, F. Ontogenie und Phylogenie von Haar und Feder. Ergebnisse der Anat. und Entwicklungsgesch. 1896.

65. Kerr, G. The External Features in the Development of Lepidosiren paradoxa Fitz. Philos. Trans. R. Soc. London. Series B. Bd. 192. 1900.
66. Kingsbury, B. F. The Lateral Line System of Sense Organs in some American Amphibia and Comparison with the Dipnoans. Transact. Americ. Micr. Soc. Bd. 17. 1895.
67. — On the Brain of Necturus maculatus. Journ. Comp. Neur. Bd. 5. 1895.
68. Kingsley, J. S. The Cranial Nerves of Amphiuma. Tufts College Studies. No. 7. 1902.
69. — The Systematic Position of the Caecilians. Ebenda. No. 7. 1902.
70. Klinckowström, A. v. Zur Anatomie der Pipa americana. Integument. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 7. 1894.
71. Landacre, F. L., and McLellan, M. F. The Cerebral Ganglia of the Embryo of Rana pipiens. Journ. Comp. Neur. Bd. 22. 1913.
72. Langerhans, P. Über die Haut der Larven von Salamandra maculosa. Arch. mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
73. Lankester, E. R. On the Lepidosiren of Paraguay and on the external Features of Lepidosiren and Protopterus. Transact. Zool. Soc. London. Bd. 14. 1896.
74. Lataste, M. F. Étude sur le Discoglossus pictus. Actes de la Soc. Linn. de Bordeaux. 4. Série. Bd. 3. 1879.
75. Lenhossek, M. v. Die Nervenendigungen in den Endknospen der Mundschleimhaut der Fische. Verhandl. der naturforsch. Ges. Basel. Bd. 10. 1892.
76. Lessona, A. Studii sugli Anfibi anuri del Piemonte. R. Acad. dei Lincei. Serie 3. Bd. 1. 1877.
77. Leydig, F. Lehrbuch der Histologie. Frankfurt a. M. 1857.
78. — Über die Molche der Württembergischen Fauna. Arch. für Naturgesch. Bd. 33. 1867.
79. — Über die Organe eines sechsten Sinns. Verhandl. der K. Leopold. Carolin. Acad. der Naturforscher. Bd. 34. 1868.
80. — Zur Kenntnis der Sinnesorgane der Schlangen. Arch. mikr. Anat. Bd. 8. 1872.
81. — Über die äussern Bedeckungen der Amphibien und Reptilien. Arch. mikr. Anat. Bd. 9. 1873.
82. — Hautdecke und Hautsinnesorgane der Urodelen. Morph. Jahrb. Bd. 2. 1876.
83. — Über die Schwanzflosse, Tastkörperchen und Endorgane der Nerven bei Batrachiern. Arch. mikr. Anat. Bd. 12. 1876.
84. — Über die allgemeinen Bedeckungen der Amphibien. Ebenda. Bd. 12. 1876.
85. — Hautdecke und Hautsinnesorgane der Fische. Festschrift der Naturforsch. Ges Halle. 1879.
86. — Das Integument brünstiger Amphibien und Fische. Biol. Zentralblatt. Bd. 12. 1892.
87. — Besteht eine Beziehung zwischen Hautsinnesorganen und Haaren? Ebenda. Bd. 13. 1893.
88. — Integument und Hautsinnesorgane der Knochenfische. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 8. 1894.
89. Malbranc, M. Von der Seitenlinie und ihren Sinnesorganen bei Amphibien. Z. wiss. Zool. Bd. 26. 1876.
90. Marcus, H. Beiträge zur Kenntnis der Gymnophionen. Die Entwicklungsgeschichte des Kopfes. Festschrift zum 60. Geburtstag R. Hertwigs. Bd. 2. Jena. 1910.
91. Maurer, Fr. Haut-Sinnesorgane, Feder- und Haaranlagen und deren gegenseitige Beziehungen. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894.
92. — Die Epidermis und ihre Abkömmlinge. Leipzig. 1895.
93. — Grundzüge der vergleichenden Gewebelehre. Leipzig. 1915.

94. de Meijere, H. Über die Haare der Säugetiere, besonders über ihre Anordnung. Morph. Jahrb. Bd. 21. 1894.
95. — Ist die Gruppenstellung der Säugetierhaare eine Stütze für die Maurersche Hypothese von der Ableitung des Haares von Hautsinnesorganen niederer Vertebraten? Anat. Anz. Bd. 16. 1899.
96. Merkel, Fr. Über die Endigungen der sensibeln Nerven in der Haut der Wirbeltiere. Rostock. 1880.
97. Mitrophanow, P. Zur Entwicklungsgeschichte und Innervation der Nervenhügel der Urodelenlarven. Biol. Zentralblatt. Bd. 7. 1887.
98. Müller, L. Neue und seltene Reptilien und Batrachier der zoologischen Sammlung des Bayrischen Staates. Zool. Anz. Bd. 58. 1924.
99. Moodie, R. L. The Lateral Line System in extinct Amphibia. Journ. Morph. Bd. 19. 1908.
100. — A further Contribution to a Knowledge of the Lateral Line System in extinct Amphibia. Journ. Comp. Neur. Bd. 25. 1916.
101. — The Influence of the Lateral Line System on the peripheral Osseous Elements of Fishes and Amphibia. Ebenda. Bd. 34. 1922.
102. Natterer, J. Lepidosiren paradoxa. Eine neue Gattung aus der Familie der fischähnlichen Reptilien. Annalen des Wiener Museums. Bd. 2. 1840.
103. Nicolai, G. F. Verhornte Papillen unter Beteiligung des Bindegewebes bei den Amphibien und ihre Verbindung mit Sinnesorganen. Arch. für Anat. und Phys. Abt. Phys. 1907.
104. Nieden, Fr. Anura I. Das Tierreich. 46. Lieferung. Berlin und Leipzig. 1923.
105. Norris, H. W. The Cranial Nerves of Amphiuma means. Journ. Comp. Neur. Bd. 18. 1908.
106. — The fifth and seventh Cranial Nerves of Plethodon glutinosus. Proc. Iowa Acad. Arts and Scs. Bd. 16. 1909.
107. — The Rank of Necturus among the tailed Batrachians as indicated by the Distribution of its Cranial Nerves. Ebenda. Bd. 18. 1911.
108. — The Cranial Nerves of Siren lacertina. Journ. Morph. Bd. 24. 1913.
109. — and Buckley, M. The Peripheral Distribution of the Cranial Nerves of Necturus maculatus. Proc. Iowa Acad. Arts and Scs. Bd. 18. 1911.
110. Okey, W. The Relation of the Profundus and Gasserian Ganglion in the Embryo of the Urodele Plethodon glutinosus. Ohio Journ. Scs. Bd. 17. 1916.
111. Oppenheimer, E. Über eigentümliche Organe in der Haut einiger Reptilien. Schwalbes morph. Arbeiten. Bd. 5. 1895.
112. Osawa, G. Beitrag zur feinern Struktur des Integuments von Hatteria punctata. Arch. mikr. Anat. Bd. 47. 1896.
113. Osborn, H. F. A Contribution to the Internal Structure of the Amphibian Brain. Journ. Morph. Bd. 2. 1888.
114. Parker, G. H. Function of the Lateral Line Organs in Fishes. Bull. of the U. S. Bureau of Fisheries. Bd. 24. 1904.
115. Parker, W. N. On the Anatomy and Physiology of Protopterus annectens. Transact. R. Irish Acad. Bd. 30. 1892.
116. Phisalix, M. Animaux venimeux et venins. Paris. 1922.
117. Piersol, G. A. Beiträge zur Histologie der Harderschen Drüsen der Amphibien. Arch. mikr. Anat. Bd. 29. 1887.
118. Pinkus, F. Die Hirnnerven des Protopterus annectens. Schwalbes morph. Arbeiten. Bd. 4. 1895.

119. — Über Hautsinnesorgane neben dem menschlichen Haar (Haarscheiben) und ihre vergl. anatomische Bedeutung. Arch. mikr. Anat. Bd. 65. 1905.
120. Plate, L. Über die phylogenetische Entstehung der Milchdrüsen und Haare. Anat. Anz. Bd. 56. 1922.
121. — Allgemeine Zoologie und Abstammungslehre. 1. Teil. Jena. 1922.
122. — Dasselbe. 2. Teil. Jena. 1924.
123. Platt, I. B. Ontogenetische Differenzierung des Ektoderms in Necturus. 1. Studie. Arch. mikr. Anat. Bd. 43. 1894.
124. — Ontogenetic Differentiation of the Ektoderm in Necturus. Study 2. Quart. Journ. Micr. Sc. Bd. 38. 1896.
125. Plessen, V., und Rabinovicz, I. Die Kopfnerven von Salamandra maculosa im vorgerückten Embryonalstadium. München. 1891.
126. Preiss, F. Über Sinnesorgane in der Haut einiger Agamiden. Zugleich ein Beitrag zur Phylogenie der Haare der Säugetiere. Jen. Z. Nat. Wiss. Bd. 58. 1922.
127. Raffaele, F. Ricerche intorno allo sviluppo della linea e del nervo laterale negli Anfibii. Internat. Monatsschrift für Anat. und Phys. Bd. 17. 1900.
128. Retzius, G. Biologische Untersuchungen. Neue Folge 4. Stockholm. 1892.
129. Römer, F. Über den Bau und die Entwicklung des Panzers der Gürteltiere. Jen. Z. Nat. Wiss. Bd. 27. 1892.
130. — Die Entwicklung der Schuppen und Haare am Schwanz und an den Füssen von Mus decumanus und einigen andern Muriden. Ebenda. Bd. 30. 1896.
131. — Die Anordnung der Haare bei Thryonomys swindorianus. Ebenda. Bd. 31. 1898.
132. Sarasin, P. und F. Ergebnisse naturwissenschaftlicher Forschungen auf Ceylon. Bd. 2. Zur Entwicklungsgeschichte und Anatomie der ceylonesischen Blindwühle Ichthyophis glutinosus. Wiesbaden. 1887—89.
133. Schmidt, W. I. Studien am Integument der Reptilien. 4. Uroplatus fimbriatus und die Geckoniden. Zool. Jahrb. Abt. Anat. Bd. 36. 1913.
134. — Dasselbe. 5. Anguiden. Ebenda. Bd. 38. 1914.
135. — Dasselbe. 8. Über die Haut der Acrochordinen. Ebenda. Bd. 40. 1917.
136. Schneider, C. Lehrbuch der vergleichenden Histologie der Tiere. Jena. 1902.
137. Schulze, F. E. Über die Nervenendigungen in den sogenannten Schleimkanälen der Fische und über entsprechende Organe der durch Kiemen athmenden Amphibien. Reichert und Dubois-Reymonds Arch. für Anat. und Phys. 1861.
138. — Über die Sinnesorgane der Seitenlinie bei Fischen und Amphibien. Arch. mikr. Anat. Bd. 6. 1870.
139. Semon, R. Die äussere Entwicklung des Ceratodus. Denkschr. Med. Naturwiss. Ges. Jena. Bd. 4. Semon, zool. Forschungsreisen. 1. Lieferung. Jena. 1893.
140. Stannius, H. Handbuch der Anatomie der Wirbeltiere. 2. Amphibien. Berlin. 1856.
141. Stone, L. S. Experiments on the Development of the Cranial Ganglia and the Lateral Line Sense Organs in Amblystoma punctatum. Journ. Exp. Zool. Bd. 35. 1922.
142. Strong, O. The Cranial Nerves of Amphibia. Journ. Morph. Bd. 10. 1895.
143. Todaro, F. Sulla struttura intima delle pelle de rettili. Atti R. Acad. Lincei. Memorie 3. Bd. 2. 1878.
144. Waldschmidt, I. Zur Anatomie des Nervensystems der Gymnophionen. Jen. Z. Nat. Wiss. Bd. 20. 1887.
145. Weber, M. Bemerkungen über den Ursprung der Haare und über Schuppen bei Säugetieren. Anat. Anz. Bd. 8. 1893.
146. Wiedersheim, R. Vergleichende Anatomie der Wirbeltiere. Jena. 1909.

ERKLÄRUNG DER ABKÜRZUNGEN.

Abkürzungen in den Figuren über die topographische Verteilung der Seitenorgane (Fig. 2—16; Fig. 20—33).

Acc. = Accessorische Seitenlinie.
Ang. = Angularlinie.
Gul. = Gularlinie.
Hym. = Hyomandibulares Liniensystem.
Inforb. = Infraorbitallinie.
Jug. = Jugularlinie.
Ltent. = Seitententakel.
Msl. = Mittlere Seitenlinie.
Mtent. = Mitteltentakel.
Nuch. = Nuchallinie.
Occip. = Occipitallinie.
Or. = Orallinie.
Osl. = Obere Seitenlinie.
Parfl. = Parietalfleck.
Postorb. = Postorbitallinie.
Qu. = Querkommissur der Kehlgegend.
Schl. = Schenkellinie.
Suporb. = Supraorbitallinie.
Tent. = Tentakel.
Usl. = Untere Seitenlinie.

Abkürzungen in den histologischen Figuren (Fig. 34—56).

Blg. = Blutgefäss.
Cor. = Corium.
corn. = Stratum corneum der Epidermis.
Cut. = Cuticula der Epidermis.
Dr. = Drüse.
Ep. = Epidermis.
Furch. = Ringfurche um den Zentralstachel einer Seitenorgangruppe.
germ. = Stratum germinativum der Epidermis.
Gr. = Durch die Stützzellen gebildete Grube, in deren Grund die Sinneshaare stehen.
Höck. = Höckerchen, gebildet durch das Stratum corneum.
lo. Bi. = Lockeres Bindegewebe.
Mittw. = Mittelwall zwischen zwei Seitenorganen.
Mt. K. = Kern der Mantelzellen.
Mt. z. = Mantelzelle.
Nerv. = Nerv oder Nervenfasern des Seitenorgansystems.
Org. = Seitenorgan.
Org. rest. = Letzter Rest eines Seitenorgans.
Pap. = Coriumpapille.
Pig. = Pigment.
Por. = Von gewöhnlichen Epidermiszellen gebildeter Porus, durch den das Seitenorgan mit der Aussenwelt in Verbindung steht.
Seitw. = Seitenwall an den beiden Enden einer Seitenorgangruppe.
Sin. h. = Sinneshaar.
Sin. K. = Kern einer Sinneszelle.
Sin. z. = Sinneszelle.
Stach. = Stachel zwischen zwei Seitenorganen.
str. Bi. = Straffes Bindegewebe.
Stü. K. = Kern einer Stützzelle.
Stü. z. = Stützzelle.
Tastz. = Tastzellen im Corium.

INHALTSVERZEICHNIS.

Vorbemerkungen 307
Einleitung 308
I. Teil.
Entwicklung und Bau des Seitenorgansystems der Amphibien 312
1. Abschnitt.
Die Entwicklung des Seitenorgansystems und der histologische Bau der Seitenorgane 312
A. Kurze Übersicht über Vorkommen, Bau und Funktion der Seitenorgane der Ichthyopsiden 312
B. Die Entwicklung des Seitenorgansystems der Amphibien 313
C. Der histologische Bau der Seitenorgane 315
D. Die Gruppenstellung der Amphibienseitenorgane 316
E. Amphibienlarve und Seitenorgansystem 318
2. Abschnitt.
Zurückführung der Anordnung der Sinneslinien auf einen Grundtypus 319
A. Die Verteilung der Urodelen-Sinneslinien als Grundtypus für die Amphibien überhaupt 319
B. Die Schädelrinnen der Stegocephalen 324
C. Die Sinneslinien der Anuren 325
D. Die Sinneslinien der Gymnophionen 329
3. Abschnitt.
Die Nerven des Seitenorgansystems der Amphibien 330
A. Die Lehre von der funktionellen Teilung des Nervensystems als Vorbedingung für das Verständnis der Nerven der Seitenorgane 330
B. Die Seitenorgannerven der Urodelen 333
C. Die Seitenorgannerven der Anurenlarven 338
D. Die Seitenorgannerven der Gymnophionen 340
Zusammenfassung des I. Teils 340
II. Teil.
Die Seitenorgane der aglossen Anuren 341
1. Abschnitt.
Die topographische Verteilung der Seitenorgane der aglossen Anuren 341
A. Hymenochirus 341
B. Pseudohymenochirus 344
C. Pipa 345
D. Xenopus 351
2. Abschnitt.
Der histologische Bau der Seitenorgane der aglossen Anuren 353
A. Hymenochirus 353
B. Pseudohymenochirus 356
C. Pipa 356
D. Xenopus 360
Zusammenfassung des II. Teils 361

III. Teil.
Die Einwirkungen des Landlebens auf das Seitenorgansystem der Amphibien 363
1. Abschnitt.
Die oberflächliche Lage der Amphibienseitenorgane als Folge des beginnenden Übergangs zum Landleben 363
A. Lassen sich bei den rezenten Amphibien Seitenkanäle oder Reste von solchen feststellen? 363
B. Besassen die fossilen Amphibien Seitenkanäle? 365
C. Besassen die fischartigen Vorfahren der Amphibien Seitenkanäle? 366
D. Gibt es andere Wirbeltiere, deren Seitenorgane unter den gleichen Lebensbedingungen eine Hochlagerung erfahren haben? 367
2. Abschnitt.
Die Beziehung zwischen Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit vom Wasser bei den Amphibien 369
A. Urodelen 370
B. Anuren 372
C. Gymnophionen 377
D. Die Bedeutung der Tatsache, dass sich Ausbildungsgrad des Seitenorgansystems und Abhängigkeit seines Trägers vom Wasser entsprechen 377
3. Abschnitt.
Die Seitenorgane von Salamandra atra Laur. Ihr Verhalten bei Amphibienlarven, die nie ins Wasser gelangen, und ihre Rückbildung 379
A. Eignung von Salamandra atra Laur. für die Untersuchung dieser Fragen. Material und Technik 379
B. Die Entwicklung der Seitenorgane von Salamandra atra Laur. 381
C. Die Rückbildung der Seitenorgane von Salamandra atra Laur. und einigen andern Amphibien 388
Zusammenfassung des III. Teils 397
IV. Teil.
Von Seitenorganen ableitbare Organe der Amnioten und erwachsenen Anuren 399
1. Abschnitt.
Die Ableitung der Säugetierhaare von den Seitenorganen der Amphibien. (Anhang: Die Ableitung der Milchdrüsen von den Seitenorganen.) 399
A. Die Grundzüge der Hypothese von der Homologie von Seitenorgan und Säugetierhaar 399
B. Die Stellung der Maurerschen zu andern Hypothesen über die Phylogenese der Säugetierhaare 402
Anhang: Die Ableitung der Milchdrüsen der Säugetiere von den Seitenorganen 403
2. Abschnitt.
Die Ableitung der Tastflecken und tastfleckenartigen Gebilde von den Seitenorganen der Amphibien 403
A. Die Ableitung der Perlorgane der Anuren von den Seitenorganen der Amphibien 403
B. Die Ableitung der Tastflecken der Anuren von den Seitenorganen der Amphibien 404
C. Die Ableitung der Tastflecken der Reptilien von den Seitenorganen der Amphibien 405
Zusammenfassung des IV. Teils 407
Literaturverzeichnis 408
Erklärung der Abkürzungen 414

CURRICULUM VITAE.

Ich, KONRAD ESCHER, bin am 12. August 1899 als Sohn von Dr. Jak. Escher und der Berta, geb. Bürkli, in Zürich geboren. Ich besuchte hier die Volksschule und darauf die humanistische Abteilung des kantonalen Gymnasiums. Im Herbst 1918 bestand ich das Maturitätsexamen und begann darauf mit meinen Studien an der Universität Zürich. Ich war zuerst, in Vorbereitung für meine vergleichend-anatomischen Studien, fünf Semester an der medizinischen Fakultät immatrikuliert und bestand die beiden medizinisch-propädeutischen Prüfungen. Dann setzte ich meine Studien am zoologisch-vergleichend anatomischen Institut fort. Ich erwarb im Frühjahr 1924 das Diplom fürs höhere Lehramt. Im Frühjahr 1925 wurde eine von mir eingereichte Lösung der Preisaufgabe der philosophischen Fakultät II mit dem Hauptpreis gekrönt. Die vorliegende Inaugural-Dissertation ist eine nur unwesentlich erweiterte Überarbeitung dieser Preisaufgabe.